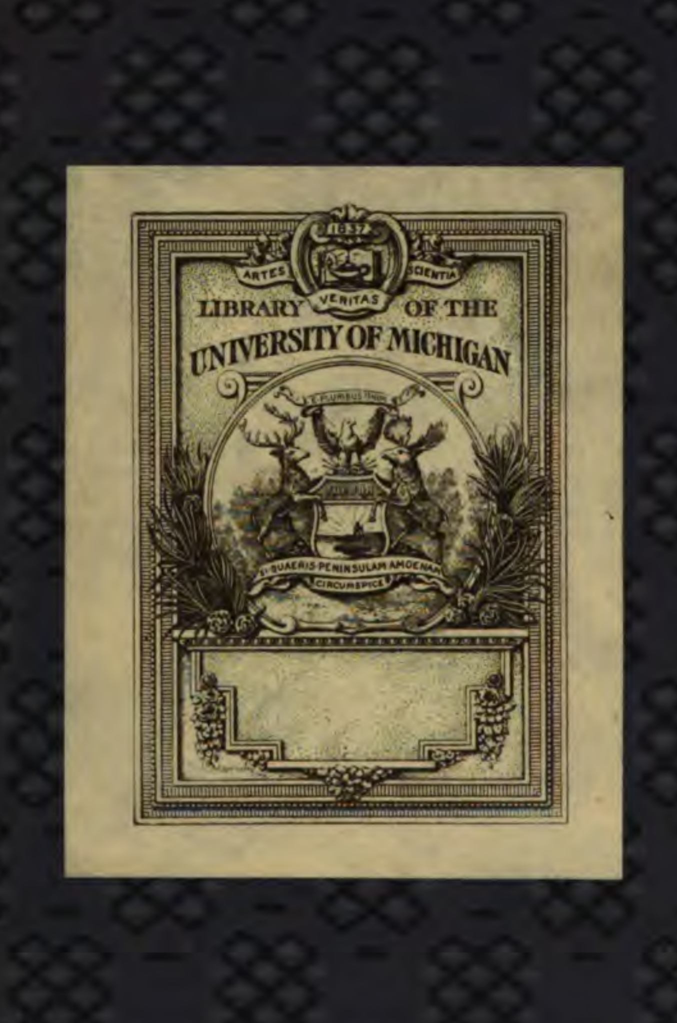
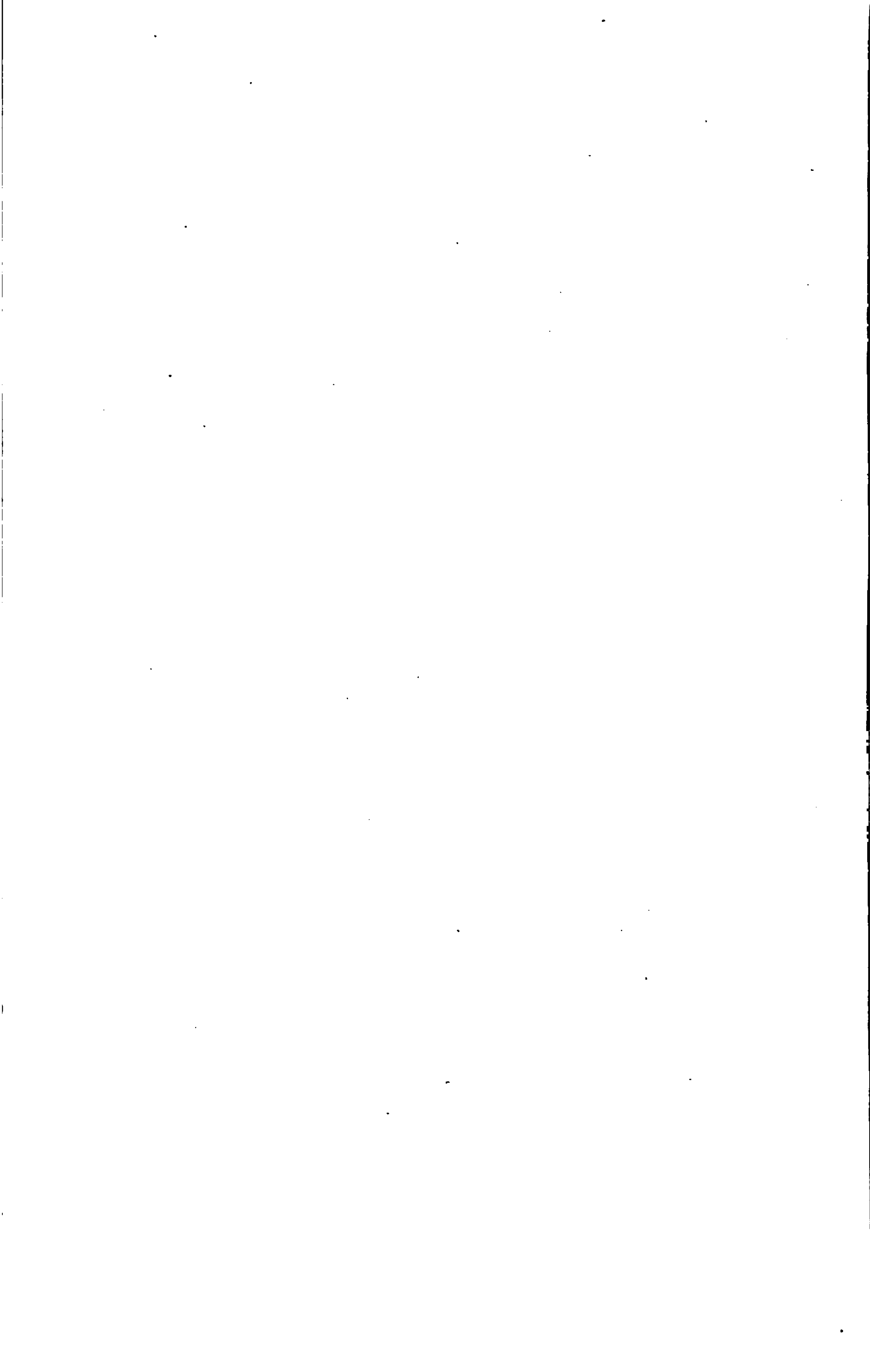

UNIV.
OF
MICH.


1837
ARTES
SCIENTIA
VERITAS
LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
E PLURIBUS UNUM
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE





FORMATIVE REIZE
IN DER
TIERISCHEN ONTOGENESE.



FORMATIVE REIZE

IN DER

TIERISCHEN ONTOGENESE.

EIN BEITRAG
ZUM VERSTÄNDNIS DER TIERISCHEN EMBRYONALENTWICKLUNG

VON

CURT HERBST,

DR. PHIL., PRIVATDOZENT IN HEIDELBERG.



LEIPZIG
VERLAG VON ARTHUR GEORGI
1901.

Druck von C. Grumbach in Leipzig.

Vorwort.

Endlich ist nun auch meine „Programmschrift“ fertig geworden. Ihr Anfang reicht in das Jahr 1894 zurück, in dem meine Schrift über „die Bedeutung der Richtungsreize für die kausale Auffassung ontogenetischer Vorgänge“ erschien. Den zweiten Teil, welcher die formativen Reize bei Pflanzen und festsitzenden Tieren behandelte, übergab ich 1895 der Öffentlichkeit. Ein beträchtlicher Teil des Manuskriptes zu der dritten und letzten Abhandlung der Serie wurde bereits im Sommer 1895 niedergeschrieben. Dazu gehört vor allen Dingen der Abschnitt über die Entstehung der Linse des Wirbeltierauges, welcher später nur durch die Erörterungen über einige Versuchsergebnisse Born's und einige deskriptive Angaben Rabl's, sowie zu allerletzt noch durch einen Zusatz über Spemann's Resultate vergrößert wurde.

Die Schrift ist konkreter ausgefallen als die eingehende Roux'-sche Programmschrift vom Jahre 1897, auch konkreter als die umfassende „analytische Theorie der organischen Entwicklung“ meines Freundes Driesch, der darin bis zu den erkenntnistheoretischen Grundlagen und Grenzen biologischer Forschung vorgedrungen ist. Im Vergleich zu dieser letzteren, die Probleme der organischen Entwicklung weit überschauenden Schrift erscheint die meinige einseitig. Aber gerade in dieser Einseitigkeit scheint mir ihr Hauptwert zu liegen, denn dieselbe hat es mir erlaubt, mich mehr in die kritische Analyse einzelner spezieller Beispiele zu vertiefen und so den Weg zu zeigen, auf dem allmählich ein kausales Verständnis der tierischen Embryonalentwicklung erreicht werden dürfte. Auch hoffe ich, diesem oder jenem durch eine nach Kräften gründliche Ausarbeitung einiger spezieller Fälle Anregung zu eigenen experimentellen Untersuchungen geben zu können. Sollte sich dieses in Zukunft thatsächlich herausstellen, und sollten auch die deskriptiven Forscher, um Grundlagen für entwicklungsphysiologische Fragestellungen zu schaffen, mehr als bisher auf die zeitliche Aufeinanderfolge der Entwicklungsprozesse ihr Augenmerk richten, so würde der Zweck meiner Schrift erreicht sein.

Obwohl die Arbeit im gewissen Sinne eine Fortsetzung ist, bildet sie doch für sich ein einheitliches Ganzes, das auch allein verständlich ist. Ich lasse sie separat erscheinen, weil ihre Publikation im biologischen Centralblatt wegen ihrer verhältnismäßig bedeutenden Länge zu einer unliebsamen Zerreißung des Ganzen geführt haben würde.

Einen Auszug aus dieser letzten Schlussschrift habe ich zu der öffentlichen Vorlesung verwendet, die ich am 27. April 1901 zur Erlangung der venia docendi für Zoologie an der Universität Heidelberg abgehalten habe.

Schließlich betreffs des Inhaltes noch eine Bemerkung: Sollte der Leser vielleicht im allgemeinen Teile eine Erörterung der Beziehung des formativen Reizes zum Korrelationsbegriff vermissen, so sei erwähnt, dass ich dieselbe absichtlich unterlassen habe, da ich später einmal eine besondere kritische Studie über den unklaren Begriff der Korrelation zu veröffentlichen gedenke. Was ich hierüber in meiner ersten Schrift über die formativen Reize (pag. 722) gesagt habe, ist erst als eine geringfügige Abzahlung an das Thema anzusehen.

Heidelberg, den 4. Juli 1901.

Inhalt.

	Seite
I. Einleitung und Historisches	1
II. Spezieller Teil	18
A. Äußere formative (morphogene) Reize. Induktion spezifischer Gestaltung durch äußere Faktoren	18
1. Bestimmung des Geschlechts durch äußere Faktoren	18
2. Entwicklungsursachen der verschiedenen Kasten bei den staatenbildenden Insekten	20
3. Einfluss verschiedener Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge	26
4. Einfluss der Nahrung auf die Gestalt von Onychodromus grandis	27
5. Einfluss der Schwerkraft auf die Furchung und Organbildung des Froscheies	28
6. Rückblick	34
B. Innere formative Reize. Induktion spezifischer Gestaltung durch innere Faktoren	36
1. Die Entstehung der Fortsätze an den Pluteuslarven der Seeigel	36
2. Über den formativen Einfluss von Teilen des Centralnervensystems auf die Regeneration von Körperanhängen bei den Crustaceen	38
3. Die Abhängigkeit der Entstehung der Muskeln von den aus den Spinalganglien stammenden Nerven	44
4. Die Entstehungsursache der Linse des Wirbeltierauges	59
5. Über den Einfluss der Geschlechtsdrüsen auf die Ausbildung der sekundären und primären Sexualcharaktere	69
a) Thatsachen, welche auf eine ursächliche Beziehung zwischen Geschlechtsdrüsen und sekundären Sexualcharakteren hinweisen	71
b) Die mutmaßlichen Beziehungen zwischen Geschlechtsdrüsen und äußeren Geschlechtsorganen	81
c) Der mutmaßliche Einfluss der Geschlechtsdrüsen auf die Ausbildung der Leitungswege	89
d) Über die Art und Weise der Beeinflussung der sekundären Sexualcharaktere, der äußeren Genitalien und der Geschlechtsgänge durch die Keimdrüsen	97
6. Ist die Wirkung der Schilddrüse als formative Reizwirkung aufzufassen?	99
7. Über die Entstehung von Sinnesepithelzellen und Tastkörperchen unter dem Einflusse sensibler Nervenendigungen	102
8. Die Entstehung der Eihüllen als indirekte Beweise für die Beteiligung von formativen Reizen an der Ontogenese	106

Seite

III. Einige allgemeine Schlussbemerkungen 109
1. Die Lösung der Aufgabe 109
2. Einige Bemerkungen über die Lösung des Vererbungsproblems . 110
3. Kritische Beleuchtung scheinbar widersprechender Thatsachen . . 112
4. Über die Beziehung des formativen Reizes zu einer „maschinellen“ oder „vitalistischen“ Auffassung der Lebensvorgänge 114
5. Über den Fortfall der „Reizkette“ bei vitalistischer Auffassung der Lebensvorgänge 115
6. Über die Zahl der im Keim anfanglich anzunehmenden Verschiedenheiten 116
7. Der Wert der formativen Reize, ein Fragezeichen 118

Litteraturverzeichnis 120

I. Einleitung und Historisches.

Nachdem ich im Jahre 1894 die erste theoretische Abhandlung dieser Serie, welche „die Bedeutung der Richtungsreize für die kausale Auffassung ontogenetischer Vorgänge“ zum Thema hatte, im biologischen Centralblatt der Öffentlichkeit übergeben hatte, ging ich ein Jahr darauf an die Publikation einer zweiten Schrift über „die formativen (morphogenen) Reize bei Pflanzen und festsitzenden Tieren“. Im Anschluss an eine alte Abhandlung von Virchow aus dem Jahre 1858 und an eine neuere Schrift von Billroth hatte ich im Anfang dieser zweiten Arbeit den Begriff des formativen (morphogenen) Reizes aufgestellt, unter welchem ich eine jede Auslösungsursache verstand, welche in qualitativer Hinsicht bestimmt charakterisierte Gestaltungsprozesse einleitet. Indem ich gerade zur Kennzeichnung der formativen Reizwirkungen das qualitativ Neue an ihnen im Vergleich zu den bereits im Gange befindlichen Bildungsprozessen betonte, was meine Vorgänger nicht gethan haben, machte ich erst den Begriff zu einer scharfen Analyse jener Prozesse geeignet, welche, auf äußere oder innere Auslösungsursachen in Erscheinung tretend, die Ausgestaltung der Pflanzen und Tiere zur Folge haben, denn für jede neue Organbildung ist gerade die Qualität das Charakteristische. In den extremsten Fällen äußert sich letztere in Struktur, Form und Anordnung der Bausteine, doch kann auch schon die andersartige Anordnung allein zu etwas qualitativ Neuem führen, wie wir später am Beispiel der Pluteusfortsätze zeigen werden.

Mit dem Begriff des formativen Reizes als Seziermesser in der Hand zergliederte ich nun das reiche Thatsachenmaterial, welches über die Gestaltveränderungen vorliegt, die Pflanzen und festsitzende Tiere auf Reize durch die Schwerkraft, das Licht, durch Druck und Zug, durch chemische Stoffe u. s. w. erleiden. Hierauf suchte ich in einem allgemeinen Abschnitt einige Bedingungen festzustellen, die zum Ablauf der Reaktionen unerlässlich sind, und bestrebte mich endlich, die verschiedenen formativen Reize durch eine schärfere Analyse ihrer Wirkungen nach ihrer kausalen Wertigkeit in mehrere Kategorien einzuteilen.

So notwendig mir nun aber auch ein solcher Sichtungsversuch des Thatsachenmaterials mittels analytischer Begriffe zu sein schien, war er mir doch nicht Selbstzweck. Wie ich nämlich im ersten Hauptteile die über die Richtungsreize vorhandenen Thatsachen nur deswegen zusammengestellt hatte, um einen sicheren Grund und Boden für die Beurteilung vermutlich ähnlicher Vorgänge innerhalb des Organismus zu gewinnen, so sollte die analytische Darstellung der Reizreaktionen, welche bei Pflanzen und festsitzenden Tieren auf äußere Faktoren hin erfolgen, ein Verständnis für das Eintreten der in der tierischen Ontogenese aufeinanderfolgenden Gestaltungsprozesse anbahnen.

„Wie z. B. die Keimschläuche von Cuscuta an den Berührungsstellen mit der Wirtspflanze Haustorien entwickeln .... oder wie durch das Sekret einer Gallmücke Wurzeln an Grashalmen erzeugt werden können, so kann auch innerhalb eines sich entwickelnden tierischen Embryo ein Organ an einem anderen durch Berührung, durch Druck, Zug, durch ein spezifisches Stoffwechselprodukt oder auf sonst eine Weise neue Bildungsprozesse ins Leben rufen", so war mein Räsonnement.

Die Aufgabe des zweiten Teiles meiner Abhandlung über die formativen Reize war es also, in der tierischen Ontogenese, abgesehen von der Namhaftmachung jener wenigen Fälle von Gestaltbeeinflussung durch äußere Faktoren, vor allem das Vorkommen von formativen Reizwirkungen, die von irgend einem Teil des Organismus auf einen oder mehrere andere ausgeübt werden, festzustellen und eventuell die Möglichkeit der vollständigen Auflösung der ganzen Ontogenese in einer Reihe von solchen Induktionserscheinungen nachzuweisen.

Obgleich ich bereits im Sommer 1895 einen sehr großen Teil des Manuskriptes vollendet hatte, habe ich doch bis jetzt eine Veröffentlichung unterlassen, da das vorliegende Material über ontomorphogene Reize im strengen Sinne des Wortes noch sehr spärlich, und ich demnach größtenteils nur auf mutmaßliche Fälle angewiesen war. Jetzt ist insofern ein Wandel eingetreten, als ich selbst ein weiteres und, wie ich glaube, wichtiges Beispiel einer formativen Reizwirkung aufdecken konnte. Trotzdem wäre die Arbeit zumal nach dem Erscheinen der weiter vordringenden Schrift meines Freundes Driesch über „die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge" wohl für immer ungedruckt liegen geblieben, hätte nicht eine äußere Veranlassung[1]) schließlich doch noch ihre endliche Vollendung und Veröffentlichung bewirkt.

---

[1]) Ich fand das Thema für eine Antrittsvorlesung als Privatdozent in Heidelberg geeignet.

Da der Plan der ganzen Serie, wie aus der Einleitung zur ersten Abhandlung über die Richtungsreize hervorgeht, von Anfang an, d. h. seit Sommer 1894, feststand, außerdem aber — wie bereits erwähnt — ein sehr großer Teil dieser Schlussabhandlung schon im Sommer 1895 niedergeschrieben war, so bilden die einzelnen Schriften, die übrigens auch für sich verständlich und in sich abgeschlossen sind, schließlich doch noch ein einheitliches Ganzes, was ich auch durch die Überschriften hervorgekehrt habe, die ganz die Pendants zu denen der früheren Veröffentlichungen repräsentieren.

Wie ich im Rückblick über die Ergebnisse meiner „experimentellen Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwickelung der Tiere“ (3 pag. 510) erwähnt habe, führte mich eine Thatsache auf den Begriff des formativen Reizes, auf welche ich bereits bei meinen ersten entwickelungsphysiologischen Studien im Jahre 1892 stieß. Dieselbe bestand darin, dass ich, wie früher Pouchet und Chabry durch Reduktion des Kalkgehaltes, durch Zusatz verschiedener Salze wie KCl, KBr, KJ, KNO_3, K_2SO_4, Rb Cl, Cs Cl u. s. w. zu gewöhnlichem Seewasser normale Pluteuslarven, aber mit nur rudimentärem oder sogar gänzlich fehlendem Kalkgerüst züchten konnte, und dass diese Larven dann stets auch der charakteristischen Fortsätze entbehrten. Ich legte dieses Zusammenfallen vom Fehlen der Pluteusfortsätze und von der rudimentären oder gänzlich unterdrückten Skelettbildung bekanntlich so aus, dass ich die Entstehung der ersteren als eine formative Reizwirkung auffasste, welche von den Armstützen auf die betreffenden Stellen der Körperwand ausgeübt werden. Weiter unten werde ich diese Ansicht eingehender zu begründen versuchen, hier im historischen Teil habe ich nur zu erwähnen, dass dieselbe mir Ausblicke auf eine neue Betrachtungsart ontogenetischer Vorgänge eröffnete. Ich hielt es hiernach nämlich für sehr wahrscheinlich, dass auch noch andere ontogenetische Gestaltungsprozesse durch ähnliche Auslösungsursachen zustande kommen könnten.

So dachte ich mir z. B. die Bildung der kleinen Mundeinsenkung bei den Seeigellarven derart, dass dieselbe durch einen Kontaktreiz ausgelöst wird, welchen der Urdarm auf die Stelle der Körperwand ausübt, an die er sich anlegt. Ich fasste also die Entstehung der Mundöffnung ähnlich wie die der Haustorien mancher parasitischer Pilze auf, welche sich überall da bilden, wo die Hyphen mit der Nährpflanze oder überhaupt mit einem festen Körper in Berührung kommen.[1]) Nun konnte aber Driesch in seiner 7. entwickelungs-

[1]) Vergl. hierzu die 2. Mitteilung meiner „experimentellen Untersuchungen“ (2) pag. 202.

mechanischen Studie (2) nachweisen, dass sich die Mundeinsenkung bildet, auch wenn sich der Urdarm nicht an die betreffende Stelle des Ektoderms anlegt, und auch ich selbst (2, pag. 203) konnte mich darauf von der Richtigkeit dieser Beobachtung an meinen Lithiumlarven überzeugen. Meine Vermutung, dass die Mundbildung durch einen formativen Reiz seitens des sich an die Gastrulawand anlegenden Urdarms ausgelöst wird, musste also aufgegeben werden. Trotzdem hielt ich es aber nicht für ausgeschlossen, dass bei manchen anderen Organbildungen ähnliche Auslösungsursachen ein Rolle spielen dürften, und fasste den zweiten Teil meiner „experimentellen Untersuchungen etc.", der im Jahre 1893 erschien, ganz im Geiste einer ontogenetischen Auslösungstheorie ab.

Viel weiter als ich in diesem 2. Teil kam aber doch noch mein Freund Driesch bei seinen Überlegungen über die Natur der organogenen Faktoren, welche er im 10. Teil seiner „entwickelungsmechanischen Studien" niedergelegt hat. Da derselbe durch seine Druck- und Teilungsversuche nachgewiesen hatte, dass die Furchung bei den Echiniden ein äquipotentielles Baumaterial schafft, so wurde er notgedrungen vor die Frage gestellt, welche Ursache denn nun eigentlich den Ort der ersten Organbildung bestimme, d. h. also Richtung in das äußerlich richtunglose Endprodukt der Furchung, die Blastula, bringe. Da die Wirkung eines äußeren induzierenden Faktors hierbei ausgeschlossen war, so wies er mit Recht darauf hin, dass die aus äquipotentiellen Elementen bestehende Blastula doch in ihrem Bau eine innere Verschiedenheit besitzen müsse, und dass man diese Verschiedenheit nur in der Anisotropie des Eiprotoplasmas suchen könne. „Diese erstreckt sich ja nicht nur auf seinen ‚animalen' Teil,[1]) die Mikromeren, sondern wir werden den polar differenzierten Bau des Plasmas für sein Ganzes, also auch für jeden kleinsten Teil von ihm mit Fug und Recht annehmen dürfen. Ist aber dem so, dann kann die einachsige Anisotropie durch Wegnahme von Teilen (Furchungszellen) nie aufgehoben werden, und auch der Druck vermag das Plasma nur zu deformieren, aber nicht seine Beschaffenheitsdifferenzen aufzuheben" (l. c. pag. 239). Sowohl bei der Entwickelung aus einem ganzen Ei als auch bei der aus einer der ersten Furchungszellen oder aus Furchungskugelhaufen, deren Kerne durcheinandergewürfelt sind, spielt also der anisotrope Eibau die Rolle des Be-

[1]) Nach den Ergebnissen der neuesten Versuche Driesch's (8) bezeichnet der Mikromerenpol entgegen der Behauptung Selenka's mit der allergrößten Wahrscheinlichkeit gerade umgekehrt den vegetativen Pol.

Boveri konte neuerdings die Richtigkeit der Driesch'schen Auffassung durch Beobachtungen an Strongylocentrotus bestätigen (Verh. phys.-med. Ges., Würzburg 1901, pag. 145.

stimmers für den Ort der ersten Organbildung und zwar wirkt er hierbei nach der Ansicht von Driesch „als physikalisches Agens nach Art eines formauslösenden Reizes“. In ähnlicher Weise verdanken nun auch jene Organe, durch welche die zweite Richtung und damit die Bilateralität bestimmt wird, und überhaupt alle anderen einem organogenen Reize ihre Entstehung. Es ist hierbei gleichgiltig, ob letzterer ein äußerer Faktor (wie z. B. das Licht bei der Ausbildung der Lebermoose) oder ein innerer ist (wie bei der Bildung der Pluteusarme). Je weiter die Entwickelung vorschreitet, wird die Zahl der formativ wirkenden Faktoren selbstverständlich immer größer,[1]) da eine jede induzierte Reizreaktion zugleich wieder Auslösungsursache für eine neue Organbildung werden kann, worüber Driesch (l. c. pag. 245) folgende Betrachtung anstellt: „Die Mesenchymbildung ist örtlich durch die erste allgemeine Richtungskorrelation (Anisotropie des Protoplasmas) bestimmt; letztere löst als spezifische morphologische Reaktion für gewisse Zellen die genannte Bildung aus; die Mesenchymzellen werden dadurch selbständig, unabhängig, ja in Bezug auf das Übrige des Keimes ‚Außenwelt‘ und zwar in dem Maße, dass sie jetzt als formauslösende induzierende Reize auf das Übrige wirken (Armbildung nach Herbst), also auf das, woraus sie auf dem Wege des Korrelationsreizes hervorgingen: Der Keim schuf sich Ungleichheit, und diese schafft ihm eine neue. — — Er selbst ist Reiz und Reizeffekt in überaus verwickelter Beziehung.“

Die Entwicklung des Individuums ist eine geordnete Reihe von einzelnen Reizeffekten, und es ist Aufgabe der Entwickelungsphysiologie, die Natur der organbildungauslösenden Faktoren genauer festzustellen und das Zustandekommen der Reizreaktionen weiter zu analysieren, während die bestimmte Ordnung dieser letzteren, d. h. ihre Kombination, einfach hinzunehmen ist — dies ist mit kurzen Worten die Quintessenz des 10. Teiles der Driesch'schen entwickelungsmechanischen Studien.

Ein Jahr darauf hat nun Driesch (3) seine soeben kurz skizzierte Ansicht von dem Wesen der Ontogenese weiter ausgebaut und vertieft und zu einer „analytischen Theorie der organischen Entwickelung“ abgerundet. Angesichts dieser Schrift will ich nicht unterlassen zu betonen, dass ich dem Leser meiner Ab-

---

[1]) Wir werden später im allgemeinen Teile sehen, dass vom Standpunkte einer Maschinentheorie des Lebens aus zwar die Zahl der auslösenden Faktoren, aber nicht jene der auszulösenden Entwicklungsmechanismen im Laufe der Ontogenese zunehmen kann.

handlung etwas prinzipiell Neues zu bieten mir nicht anmaße; das Neue von meiner Seite bezieht sich nur auf eine speziellere Ausführung und Erörterung des Grundgedankens, der bereits deutlich im 10. Teile der entwickelungsmechanischen Studien von Driesch ausgesprochen war, und auch in weniger systematischer Form als roter Faden durch den 2. Teil meiner „experimentellen Untersuchungen" ging.

Nach dieser Darstellung der Ansichten von Driesch und meinen eigenen, wollen wir in historischer Reihenfolge jener Forscher gedenken, welche ebenfalls gestaltende Reizreaktionen in der tierischen Morphogenese teils direkt nachgewiesen, teils erschlossen haben.

In erster Linie ist hier W. Roux (1) zu nennen, welcher in seiner bekannten Schrift: „Der Kampf der Teile im Organismus" die Beziehungen, welche zwischen Bau und Funktion bestehen, als ursächliche nachzuweisen und auf einfache Weise zu erklären versucht hat. „Die trophische Wirkung des funktionellen Reizes" und das Auftreten von Inaktivitätsatrophie nach Aufhören des Reizes sind die Voraussetzungen, auf welche sich Roux's Schlüsse aufbauen. Hiergegen könnte man bereits einwenden, dass z. B. die Schmeckbecher der Papillae circumvallatae und foliatae nach Durchschneidung des Glossopharyngeus nach den Untersuchungen von v. Vintschgau und Hönigsschmied und neuerdings von Semi Meyer vollständig verschwinden, obgleich sie, wie O. Hertwig richtig bemerkt (3, pag. 199), nach wie vor den gleichen Reizen ausgesetzt sind, und dass die Muskeln infolge von Nichtgebrauch zwar atrophieren, aber nicht bis zum vollständigen Schwund degenerieren. Erst wenn die zugehörigen Nerven durchschnitten werden, tritt bekanntlich eine Entartung der Muskeln zu dünnen bindegewebigen Strängen ein, welche durch künstliche Reizung nicht verhindert wird (vgl. Hermann 1, Bd. 1, pag. 135ff und 2, pag. 288). Die Verbindung der Endorgane mit den zugehörigen Teilen des Nervenapparates ist also für die Erhaltung der ersteren wichtiger als die Ausübung ihrer Funktion. Doch wir wollen von diesen, vielleicht nicht unüberwindlichen Schwierigkeiten absehen, die Voraussetzungen gelten lassen, da ja in der That ein reichliches Material vorhanden ist, welches „die trophische Wirkung" des funktionellen Reizes erkennen läßt, und uns fragen, was der Roux'sche Erklärungsversuch, dem man ruhig das Kampfgewand, die Mode des „vorigen" Jahrhunderts, ausziehen kann, eigentlich leistet. Selbstverständlich geht uns hierbei seine Leistungsfähigkeit bei der Erklärung der phylogenetischen Entstehung der zweckmäßigen[1]) Struktur

[1]) Roux nennt seine Lehre einen Beitrag zur Vervollständigung der „mechanischen" Zweckmäßigkeitslehre; mit welchem Recht, mag bei Driesch (3 pag. 64) und bei G. Wolff (1) nachgelesen werden.

der Organe nichts an. Dieselbe ist gleich Null, da sich die Produkte der sogenannten funktionellen Anpassung bekanntlich nach unseren Erfahrungen nicht vererben. Wir haben es also nur mit der Leistungsfähigkeit des Roux'schen Erklärungsversuches auf ontogenetischen Gebiete zu thun.

Wie bekannt sein dürfte, würde die Erklärung für die innere zweckentsprechende Struktur der Knochenspongiosa im Roux'schen Sinne etwa folgendermaßen lauten: Infolge der trophischen Wirkung des funktionellen Reizes wird die Bildung von Knochensubstanz seitens der Osteoblasten in den Linien stärksten Druckes und Zuges angeregt; hierdurch werden die Knochenzellen in den weniger in Anspruch genommenen Teilen entlastet; es wird deshalb an diesen Stellen wegen Herabsetzung der Inanspruchnahme weniger Knochen gebildet und die zerstörende Thätigkeit der Osteoklasten wird so allmählich die Knochensubstanz daselbst zum Schwinden bringen, so dass schließlich nur die in zweckmäßiger Weise in den Richtungen stärksten Druckes und Zuges angeordneten Knochenbälkchen erhalten bleiben. In ganz ähnlicher Weise läßt sich die Entstehung der Röhrenknochen ableiten: „Da bei tragenden Säulen die äußeren Teile mehr zu tragen haben, so werden auch beim Knochen die äußeren Teile mehr zur Aktivitätshypertrophie angeregt werden und so den Knochen verdicken. In dem Maße aber, als der Knochen sich außen verdickt, werden die inneren Teile entlastet, so dass schließlich im Innern durch Inaktivitätsatrophie gänzlicher Schwund der Knochensubstanz entsteht, welcher zur Röhrenbildung führt". (1, pag. 192).

Es fragt sich nun, ob wir dieses Raisonnement zur Erklärung der embryonalen Entstehung der Knochenarchitektur benutzen können? Die Frage wäre mit Ja zu beantworten, wenn die erste Anlage der inneren Knochenarchitektur ganz regellos wäre und die zweckmäßige Struktur sich erst allmählich infolge der Inanspruchnahme ausbilden würde. Dieses ist aber nicht der Fall; denn, wie neuerdings wieder R. Schmidt hervorhebt, ist der Bau der Spongiosa bei den Embryonen zwar kein getreues, verkleinertes Abbild der Spongiosa des erwachsenen Individuums, aber doch in seinen Hauptzügen bereits derselbe. „Zug und Druckbälkchen konvergieren bereits gegen einander, die Querbälkchen verbinden dieselben senkrecht." „Da die Grundzüge der Architektur sich ausbilden, ehe noch die Muskelelemente kontraktil sind (Hencke, Bernays u. a.), kann die Ursache nicht unmittelbar im Gebrauch zu suchen sein", so schließt Schmidt (l. c. pag. 95) ganz richtig. Für die embryonale Entstehung der Knochenarchitektur leistet uns also das Roux'sche Raisonnement nichts; hier sind demnach andere, z. Z. noch gänzlich unbekannte

Ursachen im Spiele.[1]) Wir müssen hierzu jedoch bemerken, dass Roux selbst betont, dass „in dem Leben aller Teile zwei Perioden unterschieden werden müssen: eine embryonale im weiteren Sinne, wo die Teile sich von selber entfalten, differenzieren und wachsen, und eine des Erwachsenseins, wo das Wachstum und bei manchen auch schon der vollkommene Ersatz des Verbrauchten nur unter Einwirkung von Reizen stattfindet“ (1, pag. 180).

Im Gegensatze zur ontogenetischen Entstehung der Knochen bewährt sich nun die Roux'sche Schlussweise im postembryonalen Leben in der That. Die von J. Wolff und Roux (3) studierten Fälle von abnorm verheilten Knochenbrüchen, wo sich infolge der veränderten Inanspruchnahme die Architektur an den Bruchstellen den neuen Verhältnissen entsprechend ausbildete und sogar an davon entfernten Stellen zweckmäßig umänderte, beweisen dieses zur Genüge. Da die Inanspruchnahme, um mit Roux zu reden, die trophische Wirkung des funktionellen Reizes, in solchen Fällen schief geheilter Knochenbrüche durch den Umbau der inneren Architektur des Knochens etwas qualitativ anderes schafft, so hätten wir also hier eine formative Reizwirkung in unserem Sinne vor uns, wie bereits Driesch (7, pag. 792 ff.) treffend auseinandergesetzt hat. Das auslösende Agens würde hierbei der Druck und Zug sein, denen die Osteoblasten in den betreffenden Linien ausgesetzt sind. Dieselben werden hierdurch zur Abscheidung von Knochensubstanz angeregt, während diese Anregung bei Knochenbildungszellen, welche außerhalb dieser Druck- und Zuglinien liegen, unterbleibt. Hier werden also entweder überhaupt keine Knochenbälkchen gebildet oder dieselben können, falls sie an den betreffenden entlasteten Stellen bereits vorhanden sein sollten, durch die zerstörende Wirkung der Osteoklasten beseitigt werden, ohne dass wieder neue entstehen. Wir haben also — wie Driesch ebenfalls bereits betont hat — bei der postembryonalen Umänderung der Knochenarchitektur eine Mechanomorphose in dem Sinne vor uns, den ich im Gegensatz zu Sachs[2]) mit diesem Worte verbunden habe.

---

[1]) Wenn man sagt, die Knochenarchitektur sei vererbt, so wird man natürlich dadurch keine Spur klüger. Das Wort „vererbt“ sollte überhaupt in allen entwicklungsphysiologischen Arbeiten vermieden werden, denn die Aufgabe der letzteren ist es ja, unter anderem auch jene Folge von Ursachen und Wirkungen, welche vom reifen und unbefruchteten Ei durch den Organismus hindurch wieder zur Bildung reifer Eier und Spermatozoen führt, aufzudecken, also zu zeigen, wie Vererbung zu stande kommt.

[2]) Von Sachs wurde das Wort „Mechanomorphosen“ in viel weiterem Sinne verwendet, indem er damit alle Induktionen spezifischer Gestaltung durch äußere Faktoren zusammenfasste. Da mir aber hiermit, ähnlich wie bei Verwendung des Wortes Entwicklungsmechanik, zuviel präjudiziert zu sein schien,

Auch bei der Bildung von sogenannten Reit- und Exerzierknochen im Bindegewebe von Muskeln haben wir eine solche Mechanomorphose vor uns, wie bereits in meiner ersten Abhandlung über die formativen Reize pag. 741 erwähnt wurde.[1])

Obgleich wir nach Vorstehendem mit einer Aufklärung der embryonalen Ausbildung der Knochenstruktur mittels der Roux'schen Schlussweise kein Glück hatten, wäre es doch möglich, dass dieselbe in anderen Fällen zweckentsprechender Strukturen nicht versagt. Eine solche der Funktionen in hervorragender Weise angepasste Struktur zeigt sich nach den eingehenden Untersuchungen von Roux (2) in der Anordnung der Bindegewebsfasern in der Delphinflosse. Auch die Anordnung der Fascienfasern, welche „ganz oder annähernd quer zu den Muskelfasern stehen und daher geeignet sind, diese Muskelfasern zusammenzuhalten" (Roux 6. Bd., 1, pag. 180), und die quere Stellung der Elemente der Gefäßmuscularis wären hierher zn rechnen.

Das Roux'sche Raisonnement würde uns in allen diesen Fällen gute Dienste leisten, wenn die erste ontogenetische Anlage der Elemente regellos wäre, und erst allmählich bei den Bindegewebsfasern infolge der trophischen Wirkung der passiven Inanspruchnahme und bei den Muskelfasern infolge jener der aktiven Thätigkeit durch die Atrophie der außer Funktion gesetzten Elemente Ordnung in das Regellose käme. Nach Roux's eigenen und Kükenthal's Angaben ist aber in der Schwanzflosse sehr kleiner Embryonen das Bindegewebe bereits in charakteristischer Weise differenziert, obwohl die äußere Flossenform auf so frühen Stadien noch nicht die typische ist. Roux's Schlussweise nützt uns demnach zum Verstehen der Ausbildung dieses hoch differenzierten bindegewebigen Organes während der Ontogenese nicht die Spur.

verwandte ich das Wort „Mechanomorphose" nur für die durch Druck und Zug ausgelösten Gestaltungsprozesse. Übrigens weist auch Sachs selbst darauf hin, dass man das Wort „Mechanomorphose" auch im engeren Sinne, wie ich es vorgezogen habe, verwenden könne.

[1]) Ich habe daselbst mit der Bildung der Reit- und Exerzierknochen jene Angaben Hegler's in Parallele gestellt, nach denen in den Blattstielen von Helleborus niger durch den Reiz eines spannenden Gewichtes die Produktion von Bastfasern ausgelöst werden soll, welche nach Hegler normaler Weise in den betreffenden Organen nicht zu finden sind. Letztere Angabe ist nun aber nicht richtig. Küster hat nämlich „eine große Anzahl von Blattstielen der genannten Pflanze auf ihre mechanischen Gewebe hin untersucht und bei vielen Exemplaren — wenigstens im unteren Teile der Blattstiele — sowohl auf der Holzseite als auch auf der Bastseite unscheinbare Rudimente mechanischer Gewebe nachweisen können." Die durch mechanische Inanspruchnahme hervorgerufenen Gewebeveränderungen sind demnach nicht als Beispiel der Erzeugung neuer, sonst nicht an dem betreffenden Ort vorhandener Gewebearten anzuführen, obgleich sie immerhin noch wichtig genug sind. Vergl. Küster, S. 174.

Über die erste Anlage der Fasern der Muskelfascien liegen — soviel ich weiß — überhaupt keine ontogenetischen Daten vor, und auch über die erste Orientierung der muskelbildenden Zellen der kontraktilen Gefäßschicht sind die Angaben fast gleich null. Nur bei His (1 pag. 198) habe ich eine hierher gehörige Angabe gefunden. Derselbe konnte nämlich beim ersten Auftreten der Muscularis an den Endothelröhren der Aortae descendentes bei menschlichen Embryonen keine bestimmte Lagerung der Zellen erkennen: „manche derselben stehen mit ihrer Längsachse schräg zur Gefäßwand.“ Die Angabe würde entschieden für eine Entstehung der späteren, regelmäßigen Anordnung der Musculariselemente aus einer anfänglich regellosen Anlage mittels der Roux'schen ordnungschaffenden Faktoren während der Ontogenese sprechen, wenn His hätte entscheiden können, ob es sich bei den angelagerten Zellen nur um Muskel- oder zugleich auch um Bindegewebszellen gehandelt hat.

Künftige ontogenetische Untersuchungen werden hierauf zu achten haben. Sollte es sich hierbei herausstellen, dass die einzelnen Elemente in den angeführten und ähnlichen Fällen gleich von vornherein typisch zweckentsprechend angeordnet sind, so wäre damit die Möglichkeit für eine andere Erklärungsweise gegeben, welche ich bereits in meiner Arbeit über die ontogenetischen Richtungsreize (pag. 762) angedeutet habe. Es läge dann nämlich die Annahme nahe, z. B. den queren Verlauf der Elemente der Gefäßmuscularis durch eine bestimmte Art von Reizbarkeit seitens der muskelbildenden Zellen zu erklären, und zwar müßte sich dieselbe darin äußern, dass sich die Zellen mit ihrer Längsachse in der Richtung des stärksten Zuges an die Gefäßwand lagern und in dieser Richtung die Muskelfasern abscheiden. Wenn sich ein freibeweglicher Organismus mit seiner Längsachse z. B. in der Richtung der Lichtstrahlen einstellen kann, warum soll sich da eine Muskelbildungszelle mit ihrer Längsachse nicht auch in Richtung des stärksten Zuges an die Gefäßwand anlegen können? Da letztere durch den Blutdruck natürlich in querer Richtung am meisten gespannt wird, so ist eine Muskelbildungszelle natürlich dem stärksten Zug ausgesetzt, wenn sie sich senkrecht zur Längsachse des Gefäßes orientiert. Voraussetzung für die Möglichkeit einer solchen Erklärung ist natürlich, dass das Herz bereits vor der Anlage der Gefäßmuscularis pulsiert, was bei den höheren Tieren bekanntlich der Fall ist.

In ähnlicher Weise ließe sich vielleicht die ontogenetische Entstehung des Faserverlaufs im Bindegewebe des Delphinschwanzes auffassen, wobei natürlich die Voraussetzung wäre, dass die Muskeln

auf diesem Stadium schon thätig sind, die Embryonen also bereits mit dem Schwanze schlagen können. Ob man hier überhaupt an die Möglichkeit einer solchen Auffassung denken kann, ist aus den vorliegenden Thatsachen nicht zu entnehmen. Trotzdem scheint auch Roux in einem nachträglichen Einschub in seine Arbeit über die Delphinflosse (6, Bd. 1, pag. 554 u. 55) diese Möglichkeit im Auge gehabt zu haben, als er schrieb: „. . . zu dieser Zeit, wo noch keine falsch gerichteten Fasern da sind und die Bildungsfähigkeit sehr groß ist, können schon die geringsten Biegungsreize durch Anregung gleich die Bildung der Fasern in den richtigen Richtungen veranlassen." Künftige Untersuchungen werden zu entscheiden haben, ob und inwieweit „Richtungsreize" in der von mir erörterten Weise bei der ontogenetischen Entstehung regelmäßiger, zweckentsprechender Strukturen eine Rolle spielen.

Überblicken wir schließlich noch einmal, was wir aus den Roux'schen Erörterungen über das Zustandekommen der sogen. funktionellen Anpassungen für unsere Zwecke Brauchbares haben entnehmen können, so ist das Facit gleich Null, denn die Mechanomorphosen, welche sich im postembryonalen Leben an schief geheilten Knochenbrüchen konstatieren lassen, gehören gar nicht zu den ontomorphogenen Reizwirkungen im strengen Sinne des Wortes. Zu den formativen Reizwirkungen gehören natürlich auch nicht jene Fälle von Hypertrophie paariger Organe, von denen das eine entfernt worden ist, da es sich in diesen Fällen ja nicht um die Auslösung qualitativ neuer Gestaltungsprozesse handelt.

Abgesehen von seiner Schrift über den „Kampf der Teile" hat Roux auch noch an verschiedenen anderen Stellen auf gestaltende Einflüsse äußerer Faktoren oder eines Organes auf das andere hingewiesen. Eine Zusammenstellung in kausaler Hinsicht sehr heterogener Fälle hat er z. B. in der Einleitung zu seinem Archiv für Entwicklungsmechanik (pag. 32 - 33) gegeben. In einem späteren Kapitel werden wir eines dieser Beispiele eingehender zu analysieren versuchen. Endlich ist Roux noch einmal in einer besonderen Schrift, in der meine erste Arbeit über die formativen Reize gänzlich ignoriert wird, auf „den Anteil von ‚Auslösungen' an der individuellen Entwickelung" zu sprechen gekommen. Er betont darin, dass der Anteil von Auslösungen an Gestaltungsprozessen von ihm weder bei der „indirekten" (regenerativen) noch bei der „direkten" (ontogenetischen) Entwickelung geleugnet worden sei, und sucht dies durch Citate aus seinen gesammelten Abhandlungen zu beweisen. An verschiedenen Stellen macht er auch noch ganz besonders darauf aufmerksam, dass von ihm „bereits im Jahre 1889 die qualitative Auslösung eingeführt" sei. Obwohl ich bei

der Abfassung der drei Teile meiner Abhandlung „über die Bedeutung der Reizphysiologie" etc. durch die Roux'schen Schriften gar keine positive Anregung erhalten habe, muss ich doch auf diese Äußerung etwas näher eingehen, da Roux, auf dieselbe gestützt, vielleicht einmal behaupten könnte, die Bedeutung der formativen Reize für ontogenetische Gestaltungsvorgänge sei von ihm bereits vor langer Zeit deutlich erkannt worden. Auf der von Roux citierten 45. Seite des 2. Bandes der gesammelten Abhandlungen steht nämlich geschrieben, „dass die Eigenschaft der Gewebsreaktion so wenig von der Eigenschaft der veranlassenden äußeren Ursache, so sehr dagegen von den Eigenschaften des reagierenden Substrates abhängt, dass diese Ursache fast bloß als das ‚auslösende' Moment für das in Thätigkeittreten des spezifischen, an sich sehr stabilen Gewebsmechanismus zu betrachten ist." Aus diesem Satze aber eine Ähnlichkeit mit der in dieser und meinen früheren Abhandlungen vertretenen Ansicht von der Auslösung ontogenetischer Gestaltungseffekte durch formative Reize herauslesen zu wollen, geht doch wohl nicht an und wird durch Roux's weitere Ausführungen sogar ganz zur Unmöglichkeit, denn er fügt hinzu: „Diese Stabilität der produktiven Reaktionsweisen der Gewebe beraubt uns leider der Möglichkeit, aus den Reaktionen auf verschiedenartige Einwirkungen einen Schluss auf die inneren Eigenschaften des reagierenden Substrates zu machen, wie wir es wohl vermöchten, wenn verschiedenartige Einwirkungen wesentlich verschiedenartige Reaktionen zur Folge hätten." Der Schluss dieses Satzes zeigt auf das deutlichste, wie grundverschieden Roux's Ansichten von denen sind, die als roter Faden durch diese Abhandlungsreihe hindurchgehen, denn während die „qualitative Auslösung" Roux's weiter nichts fertig bringt, als immer denselben Entwicklungsmechanismus in Gang zu setzen, war es ja in meiner ersten Schrift über formative Reize mein Bestreben, gerade zu zeigen, wie dieselbe Anlage auf verschiedenartige formative Reize mit wesentlich verschiedenartigen Reaktionen antworten kann. Roux wird also auch mit Berufung auf diese Äußerungen über „qualitative Auslösung" nichts für sich reklamieren können; übrigens wäre ja auch sonst seine energische Polemik gegen Driesch und Hertwig gar nicht einzusehen.

An zweiter Stelle hätte ich einer kurzen Bemerkung von Kölliker zu gedenken, welche derselbe in seinen „histologischen Studien an Batrachierlarven" pag. 9 gemacht hat. Da dieselbe sich aber nicht auf das Wesen der Ontogenese überhaupt, sondern nur auf einen vermuteten Fall einer formativen Reizwirkung durch

Nerven bezieht, so werde ich erst im speziellen Teile eingehender darauf zu sprechen kommen.

Entschieden außerordentlich große Verdienste hat sich für die vorliegende Frage Jacques Loeb (1) erworben, obwohl sich derselbe nie in längeren theoretischen Erörterungen über das Problem der ontogenetischen Entwicklung ergangen hat. Er ist jedoch der erste gewesen, welcher vermittelst des Experimentes den Einfluß verschiedener äußerer Faktoren auf die Organbildung einiger festsitzender Tiere nachgewiesen und dadurch die Bahnen gezeigt hat, auf denen man zu einem Verständnis der Organbildung innerhalb eines sich entwickelnden Organismus kommen kann. In meiner ersten Schrift habe ich vielfach seiner „Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere“ gedenken müssen.

Auch einige Bemerkungen Emery's, auf welche ich zufällig im Biologischen Centralblatt stieß, dürfen in dieser historischen Übersicht nicht übergangen werden, weil dieselben mit Sicherheit einen heuristischen Wert besitzen, wenn sie auch eine eingehende Analyse und kausale Durchdenkung der Ontogenese nicht geben. Ebenso wie gewisse Giftstoffe (Stoffwechselprodukte von Bakterien) bestimmte pathomorphogene Bildungen hervorrufen, so meint er, könnten auch während der normalen Entwicklung gewisse Reizstoffe die Entstehung von Organen bestimmen. „Einige dieser Stoffe existieren wahrscheinlich bereits im Ei; andere entstehen während der Entwicklung desselben in verschiedenen Zeiten und werden von verschiedenen Organen nacheinander gebildet.“ Im Speziellen ließe sich so z. B. annehmen, „dass die sekundären Geschlechtscharaktere ihre unmittelbare Ursache darin haben, dass verschiedene Organe auf chemische Reize, welche von den Geschlechtsdrüsen ausgehen, reagieren“. Letztere Ansicht ist übrigens Emery nicht allein eigen. Sie findet sich z. B. auch bei Loeb (2, pag. 289), bei O. Hertwig (3, pag. 162), bei Kassowitz (Bd. 2, pag. 67) und dürfte vielleicht auch noch von manchen anderen Forschern vertreten werden. Dass die Emery'schen Vermutungen sehr an die Brown-Séquard'schen Vorstellungen von der „sécrétion interne“ erinnern, braucht wohl kaum erwähnt zu werden.

Im Sommer 94 veröffentlichte O. Hertwig (2) unter dem Titel: „Präformation oder Epigenese“ eine Schrift, welche neben einer Kritik der Weismann'schen Theorie auch „Gedanken zu einer Entwicklungstheorie der Organismen“ enthält. Uns interessieren hier selbstverständlich nur jene Äußerungen des Verfassers, welche auf seine Auffassung vom Wesen der Ontogenese Bezug haben. Hertwig hatte sich bereits in seiner Schrift „Urmund und Spina bifida“ für eine Entwicklung unter Wechselwirkung der einzelnen Teile des

Embryo erklärt, und diesen seinen Standpunkt näher zu begründen, ist der eigentliche Zweck seines Essais. Die große Bedeutung der Organbildung im Pflanzenreich für die kausale Auffassung der tierischen Ontogenese wird auch von ihm betont, und es ist auch vollkommen richtig, wenn er an der Hand der Versuche von Maupas etc. nachweist, dass dieselbe Anlage unter verschiedenen Bedingungen zu differenten Endprodukten sich entwickeln könne. Sodann sind aber seine Ausführungen über die „zahllosen Bedingungen, zu denen namentlich auch die mit der ersten Zellteilung beginnenden chemischen Prozesse“ zu rechnen sind, so wenig analysiert und seine spezielle Beschreibung konkreter Fälle, z. B. der Bildung der Keimblase, der Gastrula und der Keimblätter (pag. 93 ff.), so einfach gehalten, dass man deutlich merkt, dass Hertwig das Problem der individuellen Entwicklung in dieser Schrift noch nicht so wie später (3) überschaute und seine Gedanken erst in Aufklärung begriffen waren. Ein wesentlicher Fortschritt in der kausalen Auffassung von der tierischen Ontogenese ist demnach in Hertwig's Essai im Vergleich zu der 10. entwicklungsmechanischen Studie von Driesch, welche ein Jahr früher erschien, nicht zu konstatieren. Im Gegenteil sind in dieser letzteren Schrift weit mehr Probleme erkannt und mit kurzen Worten berührt worden, deren Vorhandensein Hertwig bis dahin überhaupt noch nicht einmal zum Bewusstsein gekommen zu sein scheint. Ja auch vom rein thatsächlichen Standpunkte aus lässt sich manches gegen die Hertwig'schen Ausführungen einwenden; so ist es z. B. zum mindesten ungenau, von der „weitgehenden Wechselbeziehung“ zu sprechen, „die zwischen allen Teilen eines Organismus auf allen Stadien seiner Entwicklung besteht“; denn das Ektoderm der Echiniden entwickelt sich unabhängig vom Entoderm, und auch abgeschnürte Hautstücke etc. können sich selbständig differenzieren, wie dies das Vorkommen der Teratome beweist (Roux). Die Annahme einer ganz allgemeinen Korrelation zwischen allen Teilen des Organismus auf allen Stadien der Ontogenese ist deshalb ebenso falsch wie jene von der qualitativ ungleichen Kernteilung der Mosaiktheorie. Driesch hat in dieser Beziehung sowohl in seinem „10. Teil“ als auch in seiner „analytischen Theorie“ (2 und 3) die Verhältnisse vollkommen richtig dargestellt, indem er sagt (2, pag. 247): „Am abgefurchten Echinidenei vermag also jede Zelle Ausgang der Entodermbildung zu werden: ist aber die erwähnte Differenzierung eingeleitet, so sind Ektoderm und Entoderm voneinander unabhängige Gebilde.“

Ein anderer handgreiflicher Irrtum, der sich schon damals hätte vermeiden lassen, liegt in der einfachen Auffassung, welche Hertwig von der Entstehung des Entoderms hat: „dadurch, dass

infolge der Einstülpung, welche aus den Wachstumsverhältnissen der Blasenwand zu erklären ist, eine Zellenfläche in neue Lagebeziehungen zu ihrer Umgebung gebracht wird, wird sie Entoderm, erhält sie den Anstoß, die ihrer besonderen Lage entsprechenden Eigenschaften zu entfalten." Er sagt dieses, obwohl ich bereits im Jahre 1892 durch Zufügen von etwas Li zu gewöhnlichem Seewasser Larven gezüchtet hatte, bei denen das „Entoderm" gerade umgekehrt nach außen gewachsen war und doch die gleichen histologischen Eigenschaften aufwies. Hätte Hertwig den ersten Teil meiner „experimentellen Untersuchungen etc.", der natürlich, wie die meisten Erstlingsarbeiten, sehr den Stempel der Unvollkommenheit an sich trägt, und vor allen Dingen auch den besseren zweiten Teil (2) berücksichtigt, so würde er nicht nur nicht in den gerügten Fehler verfallen sein, sondern zugleich bemerkt haben, dass sein prinzipiell richtiger Standpunkt, wenn wir ihn des zum Teil falschen Beiwerkes entkleiden, derselbe ist, auf dem auch ich beim Abfassen meiner zweiten Mitteilung über die Lithiumlarven stand, wie denn überhaupt meine drei Abhandlungen „über die Bedeutung der Reizphysiologie etc." weiter nichts sind als weitere Ausführungen von Gedanken, die sich alle bereits in dieser zweiten Mitteilung vom Jahre 1893 vorfinden.

Viel weiter als in seiner ersten Schrift über „Präformation oder Epigenese?" ist O. Hertwig mit seinen Überlegungen im 2. Teile seines Lehrbuches „Die Zelle und die Gewebe" (1898) gekommen. Wie nahe verwandt unsere Standpunkte im Prinzip in den Kapiteln sind, welche überhaupt bei einer Vergleichung unserer beiderseitigen Arbeiten in Betracht kommen können, zeigt z. B. folgender Satz auf pag. 163: Wie die Außenwelt „auf den Organismus mit unzähligen, mannigfaltigen Reizen einwirkt, die wir als mechanische, chemische, thermische, elektrische etc. unterschieden haben, so ist auch im Organismus in genau der gleichen Weise ein Teil als eine Reizquelle für andere Teile anzusehen." Dieser Satz sagt genau dasselbe aus wie der Schlusssatz zum ersten Teil meines Aufsatzes über die formativen Reize vom Jahre 1895, welcher im Auszug im Anfang dieses zweiten Teiles wiederholt worden ist. Ich muss jedoch betonen, dass unser Standpunkt nur im Prinzipiellen ähnlich, im Speziellen dagegen zum Teil sehr verschieden ist, weil Hertwig das Thatsachenmaterial nicht, wie ich, mittels scharfer Begriffe zu zergliedern versucht hat, sondern zum Teil sogar recht lax mit den Begriffen umgeht, wie wir weiter unten eingehender zeigen werden. Wenn man Dinge von ganz heterogener kausaler Wertigkeit in einen Topf zusammenwirft, wie soll man dann überhaupt je zu einem Verständnis der Ontogenese gelangen können?

Wer den 2. Band der allgemeinen Biologie von Kassowitz vom Jahre 1899 und namentlich die Kapitel 7—14 desselben kennt und außerdem meine erste Schrift über die formativen Reize vom Jahre 1895 gelesen hat, wird bemerkt haben, dass meine Ansichten in den in Frage kommenden Punkten auch mit denen von Kassowitz im Prinzip übereinstimmen. Derselbe arbeitet aber ebenso wie Hertwig nicht mit genügend scharfen Begriffen, so dass seine Ausführungen in Bezug auf die Anbahnung eines Verständnisses der tierischen Embryonalentwicklung über meine Schriften „Über die Bedeutung der Reizphysiologie etc.“ nicht hinausführen, wie ich wohl ohne Anmaßung sagen kann.

Am Ende unserer historischen Einleitung angelangt, haben wir noch der Schrift: „Äußere Einflüsse als Entwicklungsreize“ von Weismann, unserem Antipoden, zu gedenken, welcher sich noch neuerdings (4) gegen eine „Auslösungstheorie“ der tierischen Entwicklung zu wehren versucht hat. Er bestrebt sich in dieser im Jahre 1894 erschienenen Broschüre den Nachweis zu erbringen, dass die Wärme bei der Bestimmung des Geschlechts von Hydatina senta, die verschiedene Ernährung bei der Züchtung von Arbeiterinnen und Königinnen bei den Bienen und von Ersatzkönigen und -königinnen bei den Termiten keine direkten Ursachen für die betreffenden Bildungen wären, sondern nur die Entwicklungsreize für das Inkrafttreten dieser oder jener Idee lieferten. „Es wird oft ohne viele Prüfung angenommen, diese oder jene Veränderung an einem lebenden Wesen sei die direkte Folge einer äußeren Einwirkung — und dennoch liegt der Annahme eine völlig unrichtige Meinung über den Zusammenhang der Erscheinungen zu Grunde.“ „Wenn z. B. jemand behaupten wollte, dass die Kälte die wirkliche Ursache des Winterschlafes der Murmeltiere sei, so wäre das eine sehr unvollständige Erkenntnis, denn nicht die Kälte, sondern die eigentümliche Organisation des Murmeltieres bedingt die Reaktion des Winterschlafes.“ Meiner Meinung nach liegt nun aber gerade der Weismann'schen Annahme von der prinzipiellen Verschiedenheit zwischen direkten Bildungsursachen und Entwicklungsreizen „eine völlig unrichtige Meinung über den Zusammenhang der Erscheinungen zu Grunde“. Denn obwohl auch wir uns in unserer ersten Schrift veranlasst sahen, verschiedene Kategorien von formativen Reizen zu unterscheiden, so war doch allen diesen Kategorien dieses gemeinsam, dass die betroffenen Körper zum Inkrafttreten der Reizreaktion in gewisser Weise vorbereitet sein mussten. „Ohne Reaktionsfähigkeit keine Reaktion“ — dieser selbstverständliche Satz zeigt deutlich, dass es direkte Bildungsursachen überhaupt nicht giebt; alle sind

indirekt, insofern ihr Effekt stets von der „eigentümlichen Organisation“ des betroffenen Körpers abhängt. Dies gilt von der morphologischen Reaktion sowohl der Termitenlarven auf eine bestimmte Ernährungsweise wie der Echinideneier auf die Salze des Lithiums. Die Lithiumlarve ist eben auch keine direkte Wirkung des Lithiums im Weismann'schen Sinne, sondern hängt auch von der „eigentümlichen Organisation“ des verwendeten Eimaterials ab: aus Ascidieneiern lassen sich keine Lithiumlarven züchten.

Auch Ortmann hat bereits auf das Verfehlte der Weismann'schen Unterscheidung von direkten Bildungsursachen und Entwicklungsreizen in einem Aufsatz „Über Keimvariation“ (pag. 144 und 155) mit Nachdruck hingewiesen.

Weismann hätte von seinem Standpunkte aus richtig gehandelt, wenn er folgende zwei Kategorien von Bildungsursachen unterschieden hätte: einmal nämlich solche, deren Reaktionen zweckmäßig sind, und sodann derartige, deren Endeffekte entweder unzweckmäßig sind oder wenigstens eine in die Augen springende Zweckmäßigkeit nicht erkennen lassen. Er hätte dann weiter annehmen können, dass die Reaktionsfähigkeit im ersteren Falle durch Selektion gezüchtet worden sei, im zweiten dagegen nicht. Dieses wäre wenigstens vom Weismann'schen Standpunkte, wenn auch nicht von jenem aus richtig gewesen, den Driesch, Wolff und andere, darunter auch ich, vertreten, und nach dem die zweckmäßige Reaktionsfähigkeit eine primäre Eigenschaft der Organismen ist.

II. Spezieller Teil.

A. Äussere formative (morphogene) Reize. Induktion spezifischer Gestaltung durch äussere Faktoren. (Pfeffer.)

Die Einteilung in äußere und innere morphogene Reize haben wir gewählt, um den Gegensatz, welcher sich in dieser Hinsicht zwischen den freibeweglichen Tieren und den Pflanzen äußert, scharf hervortreten zu lassen. Während nämlich im ersten Teil dieser Abschnitt bei weitem der umfangreichste war, von inneren Reizen dagegen so gut wie nichts angeführt werden konnte, wird es sich zeigen, dass bei den Tieren das Verhältnis gerade umgekehrt ist. Ein solcher äußerer ontomorphogener Reiz, der nur eine einzige ganz bestimmte Organbildung zur Folge hat, wie z. B. der Kontakt bei der Bildung der Saugorgane von Cuscuta, ist überhaupt bis jetzt noch in keiner Ontogenese nachgewiesen worden. Man kennt bis jetzt nur eine Anzahl derartiger äußerer Faktoren, welche die Reaktionsfähigkeit auf die eigentlichen ontomorphogenen Reize s. str. abändern, so dass sich ihre Wirkung in einer ganzen Anzahl oder gar in sämtlichen ontogenetischen Bildungsprozessen zu erkennen giebt. In der zuletzt erwähnten Schrift von Weismann (2) spielt diese Kategorie von morphogenen Reizen die einzige, in der ersten von Hertwig (2) die Hauptrolle; von unserem Standpunkte aus werden wir sie entweder sämtlich oder doch zum größten Teil zu den „Umschaltungsreizen“ zu rechnen haben. Wir wollen mit der

1. Bestimmung des Geschlechtes durch äussere Faktoren

beginnen, von der wir allerdings zur Zeit noch herzlich wenig wissen. Vor Jahren schien es, als wären wenigstens die bekannten Resultate der Maupas'schen Untersuchungen an Hydatina senta, einem Rädertiere, als gesichertes Gut der Wissenschaft anzusehen, doch sind auch diese durch die Nachuntersuchung von M. Nussbaum in ganz bedenklicher Weise erschüttert worden. Die Weibchen von Hydatina bringen entweder immer nur wieder Weibchen

oder nur Männchen hervor, sie produzieren nie abwechselnd einmal Eier, aus denen Weibchen und ein anderes Mal andere Eier, aus denen Männchen hervorgehen; dieses ist eine Thatsache, welche bereits vor Maupas bekannt war. Letzterer glaubte nun folgendes festgestellt zu haben:

1) Durch Erhöhung oder Erniedrigung der Temperatur des umgebenden Mediums hat man es in der Hand, die Geburt von Müttern mit nur männlicher oder von solchen mit nur weiblicher Nachkommenschaft zu veranlassen. Die ersteren sollen sich bei einer Temperatur von 26—28° C. entwickeln, während die letzteren bei einer solchen von 14—15° C. erzeugt werden.

2) Es soll bereits im Ovarium der Großmutter im Beginne der Ovogenese das Geschlecht der Enkel bestimmt, d. h. entschieden werden, ob die Töchter der Großmütter entweder ebenfalls nur Töchter oder nur Söhne erzeugen.

3) Da die Weibchen nur aus großen, die Männchen dagegen nur aus kleinen Eiern entstehen sollen, so wird also nach Maupas' Meinung durch die Temperatur im Ovarium der Großmutter entschieden, ob ihre Töchter nur große oder nur kleine Eier legen.

Gegen sämtliche drei Sätze hat M. Nussbaum Verwahrung eingelegt. Was zunächst den dritten anbelangt, so hängt seiner Meinung nach das Geschlecht nicht nur von der Größe der Eier ab. „Wohl sind die großen weichschaligen Eier weibliche Eier, aber die kleineren können sowohl Männchen als Weibchen entwickeln."

Weiter kommt Nussbaum zu dem Schlusse, dass das Geschlecht der Enkel nicht bereits im Ovarium der Großmutter fixiert wird, sondern dass „erst die Art der Ernährung nach dem Auskriechen dem Gelege jedes heranwachsenden Weibchens einen bestimmten Geschlechtscharakter" aufprägt. Nach Ablage des ersten Eies ist das Geschlecht des Geleges ein für allemal fixiert; gute oder schlechte Ernährung, höhere oder niedrigere Temperatur ändern jetzt nichts mehr daran.

„Die Temperatur begünstigt das Auftreten der Männchen nur so weit, als bei höherer Temperatur wegen des größeren Nahrungsbedürfnisses jedes einzelnen Tieres, wegen der höheren Legeziffer und der schnelleren Entwicklung eher Nahrungsmangel in den Aquarien eintritt als bei niederer Temperatur" (pag. 307). Mit diesem Satz hat Nussbaum also sogar das Hauptresultat Maupas' beanstandet resp. ihm eine andere Deutung gegeben.

Sehen wir von der bekannten Thatsache ab, dass bei den Bienen das Geschlecht davon abhängt, ob die Eier befruchtet werden, oder ob sie sich parthenogenetisch entwickeln — im ersteren

Falle entstehen bekanntlich Weibchen und im letzteren Männchen —, so sind weiter keine anderen Versuche über Geschlechtsbestimmung der Erwähnung wert[1]) als höchstens die Untersuchungen von Born (1) und Yung, nach denen eine eiweißreiche Nahrung, wie Rindfleisch, zerhackte Frösche und Kaulquappen, Hühnereidotter etc., die Produktion von Weibchen bei Rana fusca und R. esculenta zu begünstigen scheint.

An zweiter Stelle wollen wir mit kurzen Worten auf die

2. Entwicklungsursachen der verschiedenen Kasten bei den staatenbildenden Insekten

eingehen und hier zunächst die Termiten besprechen, welche in neuerer Zeit von Grassi und Sandias eingehend untersucht worden sind. In ihren allgemeinen Zügen stellt sich die Entwicklung des Termitenstaates etwa in folgender Weise dar: Aus den für alle Kasten gleich beschaffenen Eiern gehen zunächst ebenfalls gleiche, 1—2 mm große Larven mit 10—11gliedrigen Antennen hervor. Haben die Larven dagegen die Länge von 2 mm überschritten und 12gliedrige Antennen erhalten, so beginnt sich eine Differenz zu zeigen, indem eine Anzahl Larven einen dickeren Kopf bekommt. Den Entwicklungsgang dieser letzteren wollen wir zunächst allein ins Auge fassen: er schließt mit der Bildung der charakteristischen Soldaten ab. Abgesehen von der rudimentären Beschaffenheit der Geschlechtsorgane, welche bekanntlich im Gegensatz zu den Arbeitern und Soldaten der staatenbildenden Hymenopteren entweder männlich oder weiblich sein können, zeichnen sich dieselben noch durch folgende Merkmale aus: Ihr Kopf ist bedeutend größer als derjenige der übrigen Individuen und von rechteckigen Umrissen, die Mandibeln sind zu spitzen, langen Waffen entwickelt, die Oberlippe ist im Gegensatz zu den anderen Kasten nicht abgerundet, sondern zugespitzt, die Flügel kommen nie zur Entwicklung, und auch die Facettenaugen und Ocellen kommen wenigstens bei Termes lucifugus nicht zur Anlage — Hand in Hand damit fehlen am Gehirn auch die Lobi optici (Lespès) —, während bei Calotermes flavicollis die Augen zwar vorhanden, aber nicht pigmentiert sind. Im Gegensatz zu den Kolonien von Calotermes kommen bei Termes außer den Soldaten noch zahlreiche Arbeiter vor, welche als fixierte und in demselben Sinne weiter ausgebildete Durchgangsstadien der ersteren betrachtet werden können. Ihr etwas dickerer Kopf besitzt dieselbe Form wie derjenige der Nymphen etc., und auch ihre Mundwerkzeuge sind denen der letzteren gleich, sie unter-

[1]) An Schenk brauche ich den Leser wohl nicht erst zu erinnern.

scheiden sich von ihnen jedoch ebenso wie die Soldaten durch das Fehlen der Flügel und Augen, durch die rudimentären Geschlechtsorgane und durch die Form des Prothorax, welcher bei den Arbeitern vorn breiter als hinten ist.[1]) Das Verhältnis des Entwicklungsganges von Arbeiter und Soldat wird von Grassi (l. c., pag. 102) treffend mit folgenden Worten zusammengefasst: „In breve operaio e soldato percorrono per un tratto un'unica strada; ad un certo punto uno continua sulla stessa strada (operaio), mentre l'altro diverge (soldato)."

Verfolgen wir nunmehr die Entwicklung der dünnköpfigen, mit 12gliedrigen Antennen versehenen Larven weiter, so gelangen wir schließlich zu dem morphologisch am höchsten ausgebildeten Endpunkt, den geflügelten Imagines. Auch diese Entwicklungsbahn kann noch eine Unterbrechung erfahren, indem es zu einer vorzeitigen Reife der Geschlechtsorgane und dadurch zur Entstehung von Ersatz-Königen und -Königinnen kommt. Dieselben behalten im übrigen ihren mehr oder weniger ausgesprochenen embryonalen Charakter bei und entwickeln nicht etwa nachträglich noch vollkommene Flügel; ja entwickeln sie sich aus Larven mit 14- oder 15gliedrigen Antennen, so bekommen sie nicht einmal Augen, oder es bleibt wenigstens deren Pigmentierung schwach ausgeprägt (l. c. pag. 21).

Die Ausbildung zu Ersatzgeschlechtstieren kann auf sehr verschiedenen Stadien erfolgen; einmal nämlich, wie die letztere Angabe zeigt, bereits aus Larven mit 14gliedrigen Antennen und sodann aus Nymphen[2]) mit 16—19gliedrigen Fühlern und mehr oder weniger entwickelten Flügeln.

Auch die Abtrennung der Soldaten kann auf verschiedenen Stadien erfolgen, wie namentlich bei Calotermes sicher festgestellt werden konnte. Hier können sich nämlich noch Nymphen mit 16- oder 17-gliedrigen Antennen und deutlichen Flügelansätzen zu Soldaten umbilden, was sich leicht nachweisen lässt, wenn man in ein Reagenzglas mit feuchtem Holz ausschließlich Nymphen von Calotermes bringt. An einem warmen Orte beginnen sich nach einer gewissen Zeit einige von den Tieren zu Ersatzgeschlechtstieren, andere dagegen zu Soldaten umzubilden. Dies zeigt sich deutlich daran, dass die Mandibeln lang auswachsen, die Oberlippe sich zuspitzt und die Flügel resorbiert werden. Die Form des Kopfes

---

[1]) Alle diese Verhältnisse lassen sich deutlich an den Abbildungen von Lespès erkennen.

[2]) Mit dem Namen „Nymphen" bezeichnet man seit Lespès jene Individuen, welche mit bloßem Auge leicht sichtbare Flügelstummel besitzen. Vergl. Grassi (l. c. pag. 20).

verändert sich jedoch nicht, ja in einigen Fällen können auch die Augen im Gegensatz zu denen der gewöhnlichen Soldaten pigmentiert werden.

Gerade letztere Thatsachen scheinen mir von bedeutendem Interesse zu sein, weil aus ihnen hervorgeht, dass das Schicksal der verschiedenen Organanlagen auf verschiedenen Entwicklungsstufen definitiv besiegelt ist: Während Oberlippe und Mandibeln noch umbildungsfähig sind, ist es die Form des Kopfes nicht mehr, und während die Entwicklung der Flügel noch spät gehemmt, ja rückgängig gemacht werden kann, ist dieses bei den Augen von einem gewissen Momente an nicht mehr der Fall, ihre vollkommene Ausbildung, die Entwicklung des Pigmentes ist dann nicht mehr zu verhindern.

Mit dem Hinweis, dass Soldaten nicht zu Ersatzgeschlechtstieren umgezüchtet werden können, wollen wir die Besprechung der verschiedenen Stadien, auf denen die Ausbildung der differenten Termitenkasten erfolgen kann, abschließen und uns der Frage zuwenden, worin die Ursachen für die Entstehung der letzteren zu suchen sind.

Wir müssen hier gleich von vornherein gestehen, dass unsere Kenntnisse in dieser Hinsicht zur Zeit noch sehr mangelhaft sind. Grassi hat zwar nachgewiesen, dass die Züchtung der Ersatzgeschlechtstiere dadurch bewerkstelligt wird, dass gewisse Larven mit dem Sekret der „Speicheldrüsen" gefüttert werden, und dass durch die spezifische Nahrung die vorzeitige Reife der Geschlechtsorgane herbeigeführt wird, welcher Natur aber dieser „Speichel" ist, wissen wir noch nicht: „è un liquido incoloro, spiccatamente alcalino e non contenente alcun elemento rilevabile al microscopio" — das ist alles, was sich z. Z. darüber sagen lässt. Da bei der Fütterung mit „Speichel" die parasitischen Protozoen, welche sich gewöhnlich im Darme der Larven und Nymphen vorfinden, verschwinden, und Hand in Hand damit die Weite der Rektalblase reduziert wird — die größere oder geringere Ausdehnung der letzteren hängt von der Anzahl der parasitischen Protozoen ab —, so wäre es vielleicht denkbar, dass die Ernährung mit „Speichel" nur die mittelbare Ursache der beschleunigten Reife der Geschlechtsorgane ist, indem durch das Verschwinden der Parasiten eine bessere Ernährung des Organismus ermöglicht und durch die Verkleinerung der Rektalblase die unter derselben gelegenen Geschlechtsorgane von dem auf ihnen lastenden Druck befreit und dadurch zu beschleunigter Ausbildung veranlasst werden. Obgleich diese beiden Momente eine gewisse Rolle bei der vorzeitigen Reife der Ersatzgeschlechtstiere immerhin mitspielen dürften, so betont Grassi doch

ausdrücklich, dass sie zur vollständigen Erklärung des Phänomens nicht genügen; eine unmittelbare Wirkung des „Speichels" muss hieran beteiligt sein.

Auch die Entstehungsursachen der Arbeiter und Soldaten müssen nach Grassi in der Art und Weise der Ernährung gesucht werden, da nach ihm jene Larven, bei denen der Kopf dick zu werden beginnt, sehr wenig „Speichel" erhalten sollen. Weshalb aber von diesen dickköpfigen Larven bei Termes die einen zu Arbeitern, die anderen dagegen zu Soldaten werden, ob dies z. B. etwa dadurch bedingt ist, dass die letzteren noch weniger „Speichel" als die ersteren erhalten, konnte nicht festgestellt werden.

Es dürfte aus vorstehenden Erörterungen hervorgehen, dass unsere Kenntnisse von den Bildungsursachen der verschiedenen Termitenkasten noch nicht gerade sehr tief gehen. Überlegen wir uns nun einmal, was diese morphogenen Reize eigentlich zu leisten haben, mögen sie nun wirklich von verschieden großen Speichelquantitäten oder von irgend welchen anderen chemischen Stoffen ausgehen. Was hier zunächst die Ersatzgeschlechtstiere anlangt, so äußert sich bei ihnen die gestaltende Wirkung des Reizes auf zweierlei Art: Einmal wird nämlich der Ablauf von Bildungsprozessen beschleunigt, die auch sonst — wenn auch langsamer — stattfinden würden, und sodann werden andere, die ohne das Eingreifen des Reizes zu Ende gekommen wären, in ihrer weiteren Ausbildung gehemmt: bei den Ersatzgeschlechtstieren tritt keine nachträgliche Entwicklung der Flügel ein, ja bei solchen, die aus jungen Larven mit nur 14gliedrigen Antennen hervorgehen, kann sogar die Ausbildung der Augen gehemmt werden.

Ähnlich wie bei den Ersatzgeschlechtstieren liegen die Verhältnisse bei den Arbeitern von Termes. Auch hier werden durch den gestaltenden Reiz gewisse Bildungsprozesse gehemmt resp. gänzlich unterdrückt (rudimentäre Beschaffenheit der Geschlechtsorgane, Fehlen der Augen, der Lobi optici und der Flügel), andere dagegen angefacht: der Kopf erreicht eine größere Ausbildung. Die Reizwirkung ist also in diesem Falle zum größten Teil eine rein negative und äußert sich nicht im Inkrafttreten spezifisch neuer Bildungsprozesse.

Letzteres ist nun aber bei der Entwicklung des Soldaten der Fall, denn zur Bildung eines rechteckigen Kopfes, langer, spitzer Mandibeln und einer zugespitzten Oberlippe muss das Wachstum offenbar anders verteilt sein als zur Hervorbringung einer abgerundeten Oberlippe, gedrungener, ungefähr rechteckiger Mandibeln und eines runden Kopfes. Der morphogene Reiz stellt also in diesem Falle nicht nur gewisse Bildungsprozesse ab, sondern schließt

zu gleicher Zeit neue an die im Ablauf begriffenen an: wir haben hier einen wahren Umschaltungsreiz in unserem Sinne vor uns.

Nach dieser etwas eingehenderen Analyse der Entwicklung der verschiedenen Termitenkasten wollen wir uns bei den staatenbildenden Hymenopteren, den Bienen und Ameisen nur kurz aufhalten. Es dürfte bekannt sein, dass bei den ersteren die differenten Kasten mit verschieden großen Quantitäten von Futterbrei ernährt werden. Der Streit über die Herkunft des letzteren hat sehr lange gewährt, doch dürfte derselbe nunmehr durch die eingehenden Untersuchungen Planta's zu Gunsten jener Ansicht entschieden sein, welche ihn aus dem Chylusmägen stammen ließ. Auf chemisch-analytischem Wege konnte derselbe Autor auch feststellen, dass die Futterbreisorten für die drei Kasten zwar die gleiche Menge Nährstoffe besitzen, aber doch in deren Zusammensetzung beträchtliche Unterschiede aufweisen, so dass es wahrscheinlich ist, dass die Arbeiterinnen für die verschiedenen Larvengattungen verschiedene Futterbreisorten zubereiten. Da, wie bereits gesagt, der Königinnenfutterbrei die anderen Sorten an Nährstoffen nicht überragt, so wird die bessere oder schlechtere Ernährung der verschiedenen Larven dadurch bewerkstelligt, dass dieselben verschieden große Quantitäten zuerteilt bekommen: die Königinnen bekommen am meisten, die Drohnen weniger und die Arbeiterinnen am wenigsten. Es tritt nun an uns die Frage heran, ob diese qualitativ und quantitativ verschiedene Ernährung die Ursache für die differente morphologische Ausbildung der Bienenlarven ist. Man scheint dies für gewöhnlich ohne weiteres anzunehmen, obwohl sichere experimentelle Beweise — soviel ich weiß — bis jetzt noch nicht existieren. Nun ist ja aber allgemein bekannt, dass das Geschlecht durch die Befruchtung (Weibchen) resp. durch das Ausbleiben derselben (Männchen) definitiv bestimmt wird. Es muss meiner Meinung nach infolgedessen sehr zweifelhaft erscheinen, ob die verschiedene Ernährung der Drohnen und Königinnen irgend welchen Einfluss auf deren morphologische Ausbildung hat, denn letztere hängt ja bei der Alternative, ob Drohne oder Königin, von dem Ausbleiben oder dem Eintritt der Befruchtung ab. Die beiden Sorten von Futterbrei könnten demnach auch nur die beste Nährstoffzusammenstellung für das Großziehen der betreffenden Kasten repräsentieren, ohne dass letztere dadurch in irgend einer Weise morphologisch affiziert würden.

Erkennt man die Berechtigung dieses Einwandes an, so ist damit zugleich zugestanden, dass auch der Einfluss der spärlicheren Ernährung auf die morphologische Ausbildung des aberranten Typus der Arbeiterinnen fraglich ist. Die rudimentäre Ausbildung der

Geschlechtsorgane mag ja immerhin in einem gewissen Zusammenhang mit der kärglichen Ernährung stehen; dass aber durch dieselbe auch neue Bildungsprozesse (z. B. diejenigen, welche zu den „Bürstchen“ führen), direkt ausgelöst werden sollen, scheint mir dagegen zweifelhaft zu sein. Wahrscheinlicher dürfte es hier sein, dass die Bildungsprozesse, welche zur Entstehung von Arbeiterinnen führen, von den durch die kärgliche Ernährung in rudimentärem Zustand erhaltenen Geschlechtsorganen beeinflusst werden, eine Auffassung, die sich z. B. bei O. Hertwig (3 pag. 126) vertreten findet.

Außerdem wäre bei einer Beurteilung der Art und Weise des Kausalzusammenhanges zwischen Ernährung und Entstehung der Arbeitercharaktere noch die Möglichkeit ins Auge zu fassen, dass von einem Paare der verschiedenen Drüsensysteme bei den Arbeiterinnen ein formatives Enzym abgeschieden und dem Futterbrei der Arbeiterlarven beigemischt wird, welches ähnlich dem „Giftstoff“ der Galleninsekten in geringen Mengen morphologisch verändernd auf die indifferenten Bienenlarven wirkt, so dass aus denselben an Stelle von Königinnen Arbeiterinnen hervorgehen. Dass die im Kopfe enthaltenen Drüsen ein Verdauungsferment abscheiden, welches Rohrzucker invertiert und sogar frisches Blutfibrin löst, ist durch die Untersuchungen von Planta festgestellt worden. Ob dieses Verdauungsenzym das einzige Sekret der Kopfdrüsen ist, oder ob neben demselben noch ein anderes, formativ wirkendes produziert wird, ist eine Frage, die kommende experimentelle Untersuchungen hoffentlich lösen werden.

Auch bei den Termiten ist durch die Arbeiten von Grassi noch nicht das letzte Wort gesprochen worden; ob hier wirklich der Stoff, welcher die Ursache für die Entstehung der Soldaten u. s. w. ist, „Speichel“ s. str., d. h. ein Verdauungsferment, ist, welches von den bis jetzt allein bekannten Thoraxspeicheldrüsen produziert wird, oder ob es im Kopfe der Termiten noch ganz andere Drüsensysteme giebt, welche das oder auch die formativen Enzyme abscheiden, ist noch keineswegs ausgemacht.

Was endlich noch die Ameisen anbetrifft, so sind die ontomorphogenen Reize, welche die Ausbildung der verschiedenen Kasten zur Folge haben, hier noch weit mehr als bei den Termiten und Bienen ins Dunkle gehüllt, da noch nicht einmal bekannt ist, durch welchen Umstand das Geschlecht bestimmt wird. Ob aus den indifferenten weiblichen Larven Königinnen oder Arbeiter und Soldaten hervorgehen, dies schreibt man gewöhnlich einer differenten Ernährung zu.

Wollte man es sich schon jetzt klar machen, worin die Wirkung dieser formativ wirkenden Stoffe bestehen muss, um die Umschaltung

der Entwicklungsprozesse der Königinnen in die der Arbeiterinnen zu ermöglichen, so würden wir ungefähr zu demselben Resultate wie oben bei den Termiten kommen. Eine eingehende Analyse des Problems mag den Ameisenforschern selbst überlassen bleiben; es sei nur betont, dass hierbei scharf drei Kategorien von Charakteren unterschieden werden müssen: einmal nämlich solche, welche auf Hemmung resp. Unterdrückung normaler Bildungsprozesse beruhen, sodann solche, welche einer Beschleunigung und Anfachung gewisser normaler Gestaltungsvorgänge ihre Entstehung verdanken, und drittens derartige, die auf ganz neue Entwicklungsprozesse zurückzuführen sind.

Der Vollständigkeit halber will ich im Vorübergehen kurz an den

3. Einfluss verschiedener Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge

erinnern, wie er von Dorfmeister, Weismann (1 u. 3), Merrifield, Standfuß (1—3), Urech und Fischer festgestellt worden ist. Ein näheres Eingehen auf diese Untersuchungen würde uns jedoch zu weit von unserm eigentlichen Thema abführen; ich will mich deshalb damit begnügen, nur einige Resultate der Standfuß'schen Arbeiten anzuführen. Werden z. B. die Puppen von Papilio machaon L. bis zum Ausschlüpfen des Schmetterlinges einer Temperatur von 37° C. ausgesetzt, so entwickelt sich aus ihnen eine Falterform, „wie sie von dieser Art im August in Syrien, etwa bei Antiochia und Jerusalem, fliegt", und aus Puppen von Vanessa Antiopa L., welche 60 Stunden lang ebenfalls einer Temperatur von 37° C. ausgesetzt und dann bis zum Ausschlüpfen bei 24° C. gehalten wurden, entwickelten sich Formen, welche „sehr lebhaft an die mexikanische Vanessa Cyanomelas Doubl. Hew." erinnerten. Sehr interessant sind ferner die Versuche mit Vanessa Cardui L., aus deren Puppen — je nachdem sie einer höheren oder einer niederen Temperatur ausgesetzt wurden — entweder ähnliche Formen, wie sie in verschiedenen Gegenden der Tropen fliegen, oder solche, wie sie in Lappland vorkommen, gezüchtet werden können (Standfuß 1).

Eine genaue Analyse der durch Erhöhung oder Erniedrigung der Temperatur in diesen Fällen herbeigeführten Veränderungen wollen wir unterlassen, obwohl dieselbe uns erst in den Stand setzen würde, zu beurteilen, inwieweit man es hier überhaupt mit formativen Reizwirkungen zu thun hat. Viele der betreffenden Veränderungen dürften wohl rein quantitativen Charakters sein und uns demnach nichts angehen.

---

4. Einfluss der Nahrung auf die Gestalt von Onychodromus grandis.

Auch eine gelegentliche Beobachtung von Maupas (1, pag. 218 ff.), welche sich auf den Einfluss der Nahrung auf die Gestalt von Onychodromus grandis, einem hypotrichen Infusorium, bezieht, mag kurz erwähnt werden, obwohl es sich hier nicht um das Auftreten qualitativ neuer Bildungsprozesse handelt. Wurde das Infusorium nämlich mit großen Ciliaten gefüttert, so erhielt Maupas eine große Form desselben, bestand seine Nahrung dagegen in kleinen Infusorien, wie z. B. in Cryptochilum nigricans, so entstand eine kleine Varietät, welche sich — von ihrer Kleinheit abgesehen — durch weniger zahlreiche und teilweise auch anders angeordnete Cirren auszeichnet und in Bezug auf die Zahl und Verteilung der Wimpern ganz mit dem Stylonichiatypus, speziell mit St. pustulata übereinstimmt. Von einer Umwandlung des einen Genus in das andere kann aber selbstverständlich keine Rede sein,[1]) da der Macronucleus auch bei der kleinen Form immer in vier Teile gegliedert blieb, was bei Stylonichia nicht der Fall, wohl aber ein Hauptcharakteristikum von Onychodromus ist. Vergleicht man die beiden Figuren, welche Maupas von den zwei Onychodromusformen giebt, so sieht man in der That, dass die Cirren an der „Oralseite" des Infusors weniger zahlreich (es fehlen zwei an der vollen Zahl) und etwas anders verteilt sind. Die Ernährung mit kleinen Ciliaten hat also die Bildungsprozesse, die wie sonst stattfinden, teilweise unterdrückt und teilweise an Stellen des Protoplasmakörpers verschoben, wo sie sonst nicht stattgefunden hätten. Übrigens enthalten die Angaben Maupas' eine gewisse Unklarheit: man weiß nämlich nicht, ob die Veränderungen auf eine

---

[1]) Auf die bekannten Versuche von Schmankewitsch können wir in diesem Kapitel deswegen nicht näher eingehen, weil sich einmal die Veränderungen erst im Laufe von Generationen allmählich gezeigt haben sollen und weil dieselben zweitens durch die erneuten Untersuchungen von Bateson (pag. 96—101) in einem ganz anderen Lichte erscheinen. Von einer allmählichen Umwandlung von Artemia salina in Branchipus Schaefferi kann nämlich deshalb nicht die Rede sein, weil die Teilung des 8. fußlosen Abdominalsegmentes bei Artemia sowohl in salzarmem als auch in salzreichem Medium beobachtet wurde, und der Besitz von 9 fußlosen Abdominalsegmenten absolut nicht das hauptsächlichste, geschweige denn das einzige Unterscheidungsmerkmal zwischen Artemia und Branchipus ist. Auch die Angaben über die Umwandlung von Artemia salina in A. Milhausenii sind nur im allgemeinen richtig, da allerdings eine gewisse Beziehung zwischen Konzentration und Zahl der Schwanzborsten resp. Größe der Schwanzlappen besteht, dieselbe aber keineswegs ganz strikt ist, wie aus den Tabellen von Bateson deutlich hervorgeht.

mangelhafte Ernährung oder auf die spezifische Art der Ernährung (mit bestimmten kleinen Ciliaten) zurückzuführen sind.

Auf den

5. Einfluss der Schwerkraft auf die Furchung und Organbildung des Froscheies

bin ich zwar schon in meiner ersten Schrift über die formativen Reize (pag. 735) kurz eingegangen, da aber der Streit, ob es sich hierbei um eine formative Reizwirkung oder einfach um eine hydrostatische Erscheinung handelt, neuerdings zwischen O. Schultze und Roux wieder aufgenommen worden ist, so muss ich noch einmal darauf zurückkommen, zumal ich hierbei Gelegenheit haben werde, einige begriffliche Verstöße O. Hertwig's aufzudecken.

Im Jahre 1883 hatte bekanntlich Pflüger an in „Zwangslage" gehaltenen Froscheiern festgestellt, „dass die Schwerkraft nicht bloß die erste, sondern auch die zweite, dritte und ferneren und wahrscheinlich alle Zellteilungen beeinflusst. Sie bedingt, dass die Richtung der ersten und zweiten Furchung vertikal, die dritte horizontal verläuft." Außerdem gelang es ihm zu zeigen, „dass die Beschleunigung der Zellentwicklung unter normalen Verhältnissen darum in der schwarzen Hemisphäre größer ist, weil sie die obere, nicht weil sie die schwarze ist. Denn wenn die Eiachse mit der Richtung der Schwerkraft irgend einen Winkel macht, und die obere Hemisphäre teils schwarz teils weiß ist, so zeigt sich, dass symmetrisch um die Furchungsachse die Energie der Zellteilung ganz die gleiche ist, mag es sich nun um Vorgänge in der schwarzen oder weißen Hemisphäre handeln." Es ist nur eine weitere Konsequenz dieser Thatsachen, wenn Pflüger auch die Orte der späteren Organbildungen von ihrer Lage zur Richtung der Schwerkraft für abhängig erklärt.

Wie hat man sich nun diesen Einfluss der Schwerkraft vorzustellen? Wirkt dieselbe als formativer Reiz auslösend auf gewisse Bildungprozesse, oder liegen hier viel einfachere Verhältnisse vor, welche durch das verschiedene spezifische Gewicht der Bestandteile des Froscheies bedingt sind? Obgleich Pflüger selbst die beiden Alternativen in seiner umfangreichen 2. Mitteilung nicht klar erörtert hat, kann man aus seinen Worten doch wohl nur herauslesen, dass er an die erstere der beiden gedacht hat. Gerade der Vergleich seiner Befunde mit denen Leitgeb's an keimenden Marsilia-Sporen lässt dieses deutlich erkennen.

Roux (5) und Born (2) konnten jedoch auf verschiedene Weise demonstrieren, dass diese Auslegung des Einflusses der Schwer-

kraft auf Furchung und Organbildung des Froscheies verkehrt ist. Roux entzog nämlich die Eier mittels eines Klinostaten dem richtenden Einfluße der Gravitation und sah sie sich trotzdem normal entwickeln, auch wenn sie z. B. in einer nicht ganz mit Wasser gefüllten Röhre am Rade befestigt waren, so dass sie bei der Umdrehung des letzteren durcheinander geworfen wurden. Da natürlich hierdurch die Lage der Eier zur Richtung der Schwerkraft immer eine andere wurde, so kann letztere mithin nicht als notwendiger formbildender Faktor angesprochen werden. Roux stellt sich demnach den von Pflüger entdeckten Einfluss der Schwere auf die Furchung und Organbildung des Froscheies als eine einfache hydrostatische Erscheinung vor: Die Schwerkraft wirkt nur ordnend auf die verschieden spezifisch schweren Substanzen des dickflüssigen Eiinhaltes; das ist alles.

Born gelang es, diese Umordnung des Eiinhaltes von in Zwangslage befindlichen Eiern auf Schnitten durch letztere ad oculos zu demonstrieren und zu zeigen, wie bei schräg in Zwangslage gehaltenen Eiern der schwerere Nahrungsdotter auf der einen Seite absinkt und der leichtere Bildungsdotter auf der anderen aufsteigt. Werden die Eier dagegen vollständig, d. h. um 180° umgekehrt, so vermischen sich die aufsteigenden und absinkenden Substanzen untereinander. Die Eier verfärben sich infolgedessen grau und sterben ab.

In einer dritten Mitteilung, die einige Monate nach den Veröffentlichungen von Roux und Born erschien, spricht Pflüger eine ähnliche Ansicht über die Wirkung der Schwerkraft auf das Froschei aus, wie aus folgenden Sätzen hervorgeht: „Betrachten wir ferner, welche Lageverschiebungen in dem Inhalte eines Eies durch die Schwere bewirkt werden, wenn die Richtung der Eiachse dauernd geändert wird.

Die sehr zahlreichen geformten Körner von größerer spezifischer Schwere, welche in dem Dotter suspendiert sind, sinken allmählich zu Boden: es bildet sich eine obere dünnflüssigere und eine untere steifere Schicht, gleichsam ein Satz, der vielleicht bis in die obere Hälfte des Eies reicht“ (pag. 2). „Der Kern steigt offenbar wegen seines geringen spezifischen Gewichtes immer nach den oberen Schichten des Eiinhaltes empor“ (pag. 3).

Da Pflüger nun weiter mittels seiner bekannten Druckversuche nachzuweisen versucht, dass sich die Längsachse der Spindel in Richtung des geringsten Widerstandes einstellt, die Teilungsebene bei Eiern, welche sich zwischen zwei pressenden Platten befinden, also senkrecht auf letzteren steht, so sollte man denken, dass er mittels der aufgefundenen Gesetzmäßigkeit der Einstellung der

Teilungsspindel in Richtung des geringsten Widerstandes und der erkannten Umordnungsfähigkeit der Eibestandteile nach dem spezifischen Gewicht seine Beobachtungen über die Furchung und Organbildung von in Zwangslage befindlichen Froscheiern auf einfache Weise zu erklären unternommen hätte, Pflüger scheint aber selbst nicht viel von der Leistungsfähigkeit der beiden Voraussetzungen bei der Ableitung der Furchungsbilder schief gestellter Eier gehalten zu haben, denn sonst würde er nicht mit Indignation erwähnen. dass „gewisse Kritiker, die selbst ohne Ahnung von der Natur der Wirkungen der Schwere sind, die Wirkungen der Schwere als sekundäre mit Nachdruck bezeichnen“ (l. c. pag. 9). Bei logischer Weiterverfolgung seiner anfänglichen Gedanken wäre er nämlich notgedrungen dazu geführt worden, die Wirkung der Schwere auf sich furchende Froscheier als eine nebensächliche zu bezeichnen, da dieselbe nur darin bestehen würde, die typische Anordnung der verschieden spezifisch schweren Substanzen bei normaler Lage der Eiachse zu erhalten oder sie bei Schrägstellung der letzteren, wenn möglich, wieder herbeizuführen.

Die gleiche Auffassung, welche Born und Roux von den Pflüger'schen Beobachtungen über den Einfluss der Schwere auf die Entwicklung des Froscheies hatten, vertritt auch O. Hertwig (1), der zugleich nachweisen konnte, dass die Schwerkraft bei der Teilung der Seeigeleier absolut wirkungslos ist.

Da die Ausführungen Pflüger's über die Art und Weise der Wirkung der Schwerkraft — wie wir oben sahen — entschieden inkonsequent und nicht gerade als klar, diejenigen von Born, Roux und O. Hertwig dagegen als überzeugend zu bezeichnen sind, so hätte man die Frage als im Sinne der letztgenannten Forscher entschieden ansehen können, wenn nicht O. Schultze (1 und 2) zu wiederholten Malen und ganz neuerdings noch energisch die Ansicht vertreten hätte, dass sowohl die Pflanze, als auch das Tier während der Entwicklung und im ausgebildeten Zustand — wenn auch nicht fortwährend — an einen typisch gerichteten „normalen“ Einfluss der Schwerkraft gebunden sind, und dass der Organismus „bei eine gewisse Dauer überschreitender Aufhebung dieser normalen Gravitationswirkung“ zu Grunde geht. Wie sich Schultze diesen Einfluss der Schwerkraft vorstellt, geht aus folgenden Sätzen hervor: „So wie es ‚die erste Sorge‘ (Julius von Sachs) der wachsenden Keimpflanze ist, eine bestimmte Stellung gegenüber der Gravitationswirkung einzunehmen, so ist das Gleiche auch die erste Sorge des befruchtenden Froscheies und vieler anderer Eier, indem sie sich durch Ausstoßung des Perivitellins jene Stellung sichern. Jene Sorge wird bei den wachsenden Pflanzen Geotropismus genannt.

Es besteht kein Grund, dieselbe Fähigkeit nicht auch bei dem wachsenden tierischen Ei bez. Embryo als Geotropismus zu bezeichnen" (2 pag. 224). Unter Geotropismus versteht man nun aber die auf den Reiz der Schwere erfolgenden Wachstumskrümmungen in Richtung der Schwerkraftswirkung oder ihr entgegen, und will man den Begriff nach dem Vorgehen einiger Forscher weiter fassen, so könnte man auch noch die entsprechenden Richtungsbewegungen freibeweglicher Organismen mit einschließen. Die Froscheier krümmen sich aber weder in Richtung der Gravitationswirkung oder ihr entgegen, noch bewegen sie sich in einer dieser Richtungen. Was sie thun, ist nur dieses, dass sie sich, falls sie nicht in Zwangslage gebracht worden sind, infolge der Lage ihres Schwerpunktes wieder in ihre Gleichgewichtslage mit dem schwarzen Pol nach oben zurückdrehen. Hier liegt ebensowenig eine Reaktion auf einen Richtungsreiz vor, wie beim Stehauf. Die Schultze'schen Ausführungen sind also als unklar und gänzlich verkehrt zu bezeichnen.

Wahrscheinlich hat er — ähnlich wie früher Pflüger — sagen wollen, dass die Stellung der Furchungsebenen und die Lage der Organe des Embryo durch die Schwerkraft auf irgend eine Weise bestimmt werde, dass also die betreffenden Entwicklungsprozesse Barymorphosen seien. Hiernach wäre natürlich die Schwerkraft für die typische Lokalisation der Organbildungsprozesse unbedingt notwendig. Nun hatte aber — wie wir oben sahen — Roux vor Jahren durch seine Rotationsversuche nachgewiesen, dass die richtende Wirkung der Schwerkraft zur Erzielung normaler Embryonen nicht nötig ist. Schultze hätte also die Beweiskraft dieser Versuche, namentlich auch diejenige der Experimente mit den sich überstürzenden Eiern als null und nichtig nachweisen müssen. Dies hat er nun zwar auch versucht, aber meiner Ansicht nach ohne Erfolg, denn die Roux'schen Gegeneinwände treffen in dieser Hinsicht sicher im Wesentlichen das Richtige. Die Schultze'schen Versuche mit dem Klinostaten, der sich sehr langsam, nämlich in 1—2 Stunden nur einmal umdrehte, und seine Experimente mit Eiern in Pflüger'scher oder in Platten-Zwangslage zeigen eben nur, dass die Schwerkraft, wenn sie nicht in normaler Richtung auf die Eier einwirkt, eventuell die Entwicklung stören und zur Entstehung von Missbildungen Veranlassung geben kann. Daraus darf man angesichts der Born'schen Resultate keinen andern Schluss ziehen als den, dass zur Erhaltung der typischen, zur normalen Entwicklung notwendigen Anordnung der verschieden schweren Eisubstanzen die Schwerkraft in normaler Richtung angreifen muss, da die Wiederherstellung der typischen Anordnung bei Verschiebung der Stellung der Eiachse nicht in allen Fällen garantiert ist. Wie aus den

Pflüger'schen Versuchen hervorgeht, fällt z. B. die Garantie der Wiederherstellung der normalen Anordnung der Eisubstanz weg, wenn die Schrägstellung nicht in dem richtigen Zeitpunkte erfolgte, und sie bleibt ganz fort, wenn die Eier vollständig umgekehrt werden, da die verschieden schweren Eisubstanzen sich in diesem Falle — wie Born (2) gezeigt hat — untereinander mengen und die Entwicklung unmöglich machen. Mit Recht hat Roux (6 Bd. II. pag. 275 Anm.) im Anschluss an diesen Befund Born's darauf hingewiesen, dass bei den Schultze'schen Versuchen mit langsamer Rotation auch die Eibestandteile durcheinander gemengt worden seien, da sie bei der langsamen Änderung ihrer Lage Zeit hatten, sich umzuordnen zu beginnen, was bei der rascheren Rotation in den Roux'schen Experimenten ausgeschlossen war. So folgt also aus den Rotationsversuchen von Schultze nur, dass zur normalen Entwicklung der Froscheier eine typische Anordnung der verschiedenen Eisubstanzen nach ihrem spezifischen Gewicht notwendig ist, nicht aber, dass Barymorphosen, d. h. durch die Schwerkraft ausgelöste formative Wirkungen, die in der Lokalisation ontogenetischer Prozesse bestehen würden, in der Batrachierentwicklung eine Rolle spielen.

Im Anschluss an die Ordnung der verschiedenen Eibestandteile nach ihrem spezifischen Gewicht will ich noch betonen, dass ähnlich wie beim Froschei solche Umordnungen von Substanzen von verschiedenem spezifischen Gewicht auch bei wirklichen Barymorphosen eine Rolle spielen können. Der Prozess würde aber hier nach Umordnung der Substanzen nicht zu Ende sein, sondern letztere würden nunmehr an den neu eingenommenen Orten formbildend wirken, so dass demnach die Barymorphosen in solchen Fällen chemisch vermittelt wären. So stellt sich z. B. Loeb im Anschluss an die Theorie der organbildenden Stoffe von Sachs vor, dass bei Antennularia die stolonenbildenden Stoffe spezifisch schwerer sind, als die polypenbildenden. Erstere werden sich deshalb an dem unteren, letztere an dem oberen Ende eines Stammstückchens ansammeln und hier die entsprechenden Organbildungen auslösen. Es ist zuzugeben, dass Barymorphosen eventuell auf diese Weise vermittelt werden können. Es würde sich in solchen Fällen also im Grunde genommen um Chemomorphosen handeln, deren Thätigkeitsort durch das Aufsteigen oder Absinken der verschieden schweren formativen Reizstoffe bestimmt würde. Man kann sich das Zustandekommen der Reizreaktion bei den Barymorphosen jedoch auch anders vorstellen und ohne die Annahme von Bildungsstoffen von verschiedenem spezifischem Gewicht auskommen, indem man allen, oder auch nur bestimmten Bausteinen des Protoplasmas — man mag

sich diese „Teilchen" vorstellen, wie man will, und vor allen Dingen nicht an fiktive Begriffe wie Micelle und Moleküle, sondern an sichtbare Teilchen des Plasmaleibes denken — eine excentrische Lage des Schwerpunktes zuschreibt. Solche polar differenzierten Teilchen, die im übrigen alle dasselbe spezifische Gewicht besitzen können, müssen natürlich immer eine bestimmte Stellung zur Richtung der Schwerkraftswirkung einnehmen. Die innere Struktur derartiger Zellen und Zellenkomplexe muss infolgedessen immer in einer bestimmten Weise umklappen, welches auch die Lage des sich entwickelnden Keimes oder des wachsenden oder sich regenerierenden Organismus ist. Durch dieses Umklappen der Struktur wird sodann eine Lokalisation der Organbildungen in den erdwärts oder zenithwärts gekehrten Teilen herbeigeführt, indem gewisse Entwicklungsprozesse in der einen Richtung abgestellt werden, während sie in der anderen weitergehen.

Hiernach dürfte es dem Leser klar sein, wie man sich etwa das Zustandekommen wirklicher formativer Reizreaktionen durch die Schwerkraft vorstellen kann, und dass die Beteiligung ähnlicher Formenbildungsprozesse an der Batrachierentwicklung durch O. Schultze nicht bewiesen worden ist.

Da es fast den Anschein hat, als ob O. Hertwig (3) neuerdings auch gleich Pflüger und O. Schultze für die Beteiligung von Barymorphosen am Aufbau des Froschembryo eintritt, so muss ich die Ansichten dieses Forschers im folgenden noch etwas eingehend beleuchten, zumal ich dadurch Gelegenheit haben werde, gegen die Methode Hertwig's zu protestieren, Dinge von ganz heterogener kausaler Wertigkeit in einen Topf zu werfen.

Am Schlusse des Abschnittes „Die Schwerkraft" im Kapitel über die äußeren Faktoren der organischen Entwicklung findet sich folgender Satz, der entschieden die ausgesprochene Vermutung in hohem Masse rechtfertigt: „Wie bei den Pflanzen übt die Schwerkraft auch bei den Froscheiern einen gewissermaßen richtenden Einfluss auf die Zellen und auf ihre Anordnung zu beiden Seiten einer Symmetrie- und Gleichgewichtsebene aus." Dieser Ausspruch überrascht umsomehr, weil Hertwig bekanntlich in seinem Aufsatze über den Einfluss der Schwerkraft Pflüger gegenüber die Born-Roux'sche Auffassung vertrat. Da nun die Druckversuche, welche er zur Begründung des citierten Satzes anführt, ebenfalls nicht das Vorkommen von Barymorphosen in der Batrachierentwicklung beweisen, so hat vielleicht Hertwig letzteres mit den angeführten Worten gar nicht behaupten wollen. Dann aber wäre der Satz unklar, und würde das Beispiel vom Einfluss der Schwerkraft auf das Froschei gar nicht in das Kapitel passen,

denn Hertwig will ja darin die äußeren Faktoren namhaft machen, welche die „Differenzierung gleichartiger Zellen in verschiedene Gewebe und Organe“ veranlassen. Da nun jedes Differenzierungsprodukt sich von seinem Mutterboden durch die Qualität unterscheidet, so will er demnach die äußeren formativen Reize der Entwicklung aufzählen. Die Schwerkraft ist aber bei der Entstehung des Batrachierembryo kein solcher. Ebensowenig gehört der Geotropismus, den Hertwig als erstes Beispiel anführt, in den betreffenden Abschnitt, da es sich hierbei bekanntlich nur um Wachstumskrümmungen, nicht aber um Gewebedifferenzierungen handelt. Der Stengel der wagerecht gelegten Keimpflanze zeigt nach der Aufwärtskrümmung dieselbe Struktur wie vorher. Hertwig bringt zwar auch Beispiele über die Beeinflussung des inneren Baues der Pflanzen durch die Schwerkraft; er wählt aber hierzu als Beispiele die polar differenzierten Weiden- und Pappelzweige, für die charakteristisch ist, dass sich bei ihnen der Einfluss der Schwerkraft auf die Verteilung von Sprossen und Wurzeln gerade nicht mehr in auffallender Weise[1]) zu erkennen giebt. Zwar kann man mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, dass die Wirkung der Schwerkraft hier inhärent, d. h. dass der polare Bau in diesen Fällen anfänglich doch durch die Schwerkraft veranlasst worden ist, wir müssen aber bedenken, dass wir damit eine Hypothese aussprechen, da eine polare Differenzierung schließlich auch durch andere Mittel bewerkstelligt werden kann. Versuche mit Pflanzen, die sich auf dem Klinostaten entwickelt haben, müssten hierüber entscheiden. Somit passen die Beispiele, welche Hertwig bringt, nicht in den betreffenden Abschnitt, und die, welche passen würden, finden sich nicht in ihm vor. Über letztere mag der Leser in dem entsprechenden Paragraphen meiner ersten Schrift über die formativen Reize (pag. 732—36) nachlesen.

Ähnliche Ungenauigkeiten könnte man Hertwig auch noch an anderen Stellen seines Buches nachweisen. Da ich aber nicht eine Kritik des letzteren schreiben will, so mag das eine Beispiel genügen, zumal ich nur zeigen wollte, dass eine begriffliche Sichtung des Thatsachenmaterials, wie ich sie in meiner Schrift gegeben habe, keine Spielerei, sondern zu einer klaren Vorstellung vom Wesen der tierischen Ontogenese eine absolute Notwendigkeit ist.

6. Rückblick.

Werfen wir nun endlich, am Schlusse des Kapitels über die

[1]) Etwas lässt sich nämlich der Einfluss der Schwerkraft auch an diesen polar differenzierten Stecklingen erkennen, wie ich in meiner ersten Schrift über formative Reize (5 pag. 734) hervorgehoben habe, und worüber Näheres bei Vöchting selbst nachzulesen ist.

äußeren formativen Reize angelangt, noch einmal einen Blick auf die angeführten Beispiele zurück, so ergiebt sich, dass die Reize in diesen Fällen meist recht komplizierte Reaktionen zur Folge hatten, indem sie gewisse Bildungsprozesse hemmten resp. gänzlich unterdrückten und zugleich andere entweder nur zu verstärkter Thätigkeit anfachten oder auch in andere Bahnen lenkten. Auch nur ein einziges Beispiel, wo es sich um die Auslösung nur einer bestimmten Organbildung, die sonst überhaupt nicht — auch nicht in anderer Weise — in Erscheinung tritt, durch einen äußeren Reiz handelt, ist bis jetzt überhaupt nicht bekannt. Künftige Untersuchungen dürften zwar eine Anzahl derartiger äußerer ontomorphogener Reize zu Tage fördern, die Frage aber, ob ihre Anzahl je so groß wie bei Pflanzen und festsitzenden Tieren werden wird, kann man schon jetzt getrost verneinen. In dieser Hinsicht offenbart sich also zwischen letzteren und freibeweglichen Tieren — wenn auch kein prinzipieller — so doch ein beträchtlicher Unterschied, auf den u. A. auch Roux (7, pag. 30) besonders aufmerksam gemacht hat. Künftigen Untersuchungen bleibt es außerdem vorbehalten, die kausale Wertigkeit der angeführten Beispiele äußerer morphogener Induktionswirkungen genauer festzustellen und vor allen Dingen auch die Natur des auslösenden Agens mehr zu präzisieren, denn die Angabe, dass z. B. bei den staatenbildenden Hymenopteren die differente Ernährung die Entstehung der verschiedenen Kasten hervorrufen soll, ist nichts weniger als eindeutig. Man fragt hier zunächst: ist es die Nahrung oder sind es innere Veränderungen, die durch eine reichliche oder karge Ernährung erst hervorgerufen werden und formbildend wirken? Bei Annahme der ersteren Alternative wäre dann wieder zu entscheiden, welche Stoffe resp. welcher Stoff auslösend wirkt, denn die „Nahrung" ist ein Gemenge von Stoffen, die untereinander höchst verschiedenartig sind. Man sieht, es bleibt noch das meiste zu thun übrig, und dabei habe ich nur ein Beispiel aus vielen herausgegriffen.

B. Innere formative Reize. Induktion spezifischer Gestaltung durch innere Faktoren. (Pfeffer.) Qualitative Korrelation. (Herbst.)

1. Die Entstehung der Fortsätze an den Pluteuslarven der Seeigel.

Ich habe bereits früher in der Zusammenfassung, welche ich von den Resultaten meiner „experimentellen Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Tiere“ (3, pag. 510) gegeben habe, und auch jetzt wieder in der Einleitung dieser Schrift (pag. 3) darauf hingewiesen, dass die Thatsache vom Zusammenfallen des Fehlens der Pluteusfortsätze mit dem Rudimentärsein oder gänzlichem Fehlen der Armstützen des Skeletts mich auf den Begriff des formativen Reizes geführt hat und somit der Ausgangspunkt für vorliegende theoretische Schrift wurde. Es soll deshalb auf diese Thatsache im folgenden etwas näher eingegangen werden.

Im Jahre 1889 veröffentlichten Pouchet u. Chabry eine kleine interessante Abhandlung, in welcher sie mitteilten, dass ihnen die Aufzucht von Pluteuslarven mit rudimentärem oder gänzlich fehlendem Skelett gelang, wenn sie durch Natrium- oder Kaliumoxalat den Kalkgehalt des Meerwassers reduziert hatten. Da diesen Pluteuslarven zugleich auch die charakteristischen langen Fortsätze fehlten, so zogen die beiden Forscher aus ihren Beobachtungen folgenden Schluss: „La formation des bras est subordonnée à celle des spicules, car il ne se forme pas en général de bras qui ne soit soutenu par un squelette calcaire, et les choses se passent comme si la pointe squelettique repoussait devant elle l'ectoderme qui la coiffe en doigt de gant“.

Einige Jahre darauf gelang es mir, ohne Reduktion des Kalkgehaltes dieselben Resultate wie Pouchet u. Chabry zu erhalten, wenn dem Meerwasser gewisse Salze, wie z. B. KCl, KBr, KJ, K_2SO_4, RbCl, CsCl, NaJ etc. zugesetzt wurden. Auch in solchen Lösungen entstanden nämlich Pluteuslarven, welche des Skeletts und

der Arme teilweise oder gänzlich entbehrten, aber sonst normal entwickelt waren.

Während nun aber Pouchet u. Chabry die Ansicht vertraten, dass das Fehlen der Arme „im allgemeinen“ mit dem des Skeletts zusammenfällt, konnte ich feststellen, dass diese Koinzidenz ganz strikte ist, da der rüsselförmige Fortsatz, welchen die beiden Forscher bei einigen ihrer Larven über dem Munde beobachteten, nicht, wie dieselben glaubten, den verwachsenen oralen Pluteusfortsätzen, sondern dem hypertrophisch entwickelten Wimperschopf entspricht, der sich in geringerer Ausbildung am animalen Pole der normalen Blastulae und Gastrulae der Seeigel vorfindet (1, pag. 465).

Außerdem betonte ich, was Pouchet u. Chabry entgangen ist, den Auslösungscharakter, den die Entstehung der Arme durch den Einfluss der Kalkstäbe an sich trägt, und gelangte zu der Ansicht, dass die Pluteuslarven mit rudimentärem oder gänzlich fehlendem Skelett deshalb keine Arme erhalten hatten, weil das intensive Wachstum der betreffenden Stellen des Wimperringes wegen Wegfalls des Reizes, den sonst die sich vergrößernden Kalkstäbe auf dieselben ausüben, unterblieben war.

Dass ich mit dieser Auslegung der Sachlage das Richtige traf, bewiesen Thatsachen, die ich im zweiten Teile meiner „experimentellen Untersuchungen etc.“ (pag. 192 ff. u. pag. 206) feststellen konnte. Es gelang mir nämlich nicht nur Sphärechinuslarven zu züchten, welche von Anfang an mehr als zwei mit Gitterstäben versehene Arme aufwiesen, sondern auch zu zeigen, dass die Armbildung unter Umständen von anderen Stellen der Körperwand resp. des Wimperringes ausgehen kann, als dies im normalen Verlauf der Entwicklung der Fall ist. „Daraus geht aber ohne weiteres hervor, dass nicht diese oder jene Zellengruppe des Ektoderms von vornherein zur Bildung eines Fortsatzes bestimmt ist, sondern dass hierzu eine jede fähig ist, wenn sie nur durch eine sich vorwärtsschiebende Kalknadel den Anstoß dazu erhält“ (2, pag. 206).

Diese Thatsache widerlegt auch eine Ansicht, welche zwei Jahre später von Morgan (1) entwickelt worden ist. Derselbe suchte nämlich die flache, schüsselförmige Gestalt skelettloser Seeigellarven mit weitem, wimperringumsäumtem Mundfeld durch die Annahme zu erklären, dass der Wimperring bei den Pluteuslarven mit rudimentärem oder gänzlich fehlendem Skelett wie normalerweise weiterwächst, sich aber infolge des Fehlens der Armstützen nicht nach außen vorbuchtet, sondern flach ausdehnt und somit die eigentümliche Form der betreffenden Larven herbeiführt. Die sich vergrößernden Skelettnadeln würden also nach dieser Ansicht beim

Auswachsen der Arme nicht als Reiz auf die armbildenden Stellen des Wimperringes wirken, sondern letztere, die aus irgend einem anderen Grunde intensiver als die übrigen Teile des Wimperringes wachsen, einfach vor sich herschieben und zu den charakteristischen Fortsätzen ausbuchten. Diese Auslegung erweist sich jedoch angesichts der oben angeführten Thatsachen von der Vermehrung und Verlagerung der Pluteusarme als durchaus unzutreffend, da aus letzteren hervorgeht, dass die Stellen intensiveren Wachstums am Wimperring nicht vorher, sondern erst durch die Berührung mit sich vergrößernden Kalknadeln bestimmt sind.

Man könnte nun endlich noch erwidern, dass solche Stellen intensiveren Wachstums überhaupt nicht angenommen zu werden brauchen, da die sich vergrößernden Kalknadeln die betreffenden Stellen des Wimperringes einfach mechanisch vorstülpen, ähnlich wie man mit einem Stifte eine in einen Rahmen gespannte Gummimembran vorwölben kann. Wäre dem aber so, dann müsste das Epithel des Wimperringes an den Fortsätzen stark verdünnt werden, was nicht der Fall ist.

Unsere Ansicht, dass die Pluteusfortsätze infolge eines Reizes entstehen, welchen die sich vergrößernden Armstützen auf die berührten Stellen des Wimperringes ausüben, ist demnach als gesichert anzusehen.

Was berechtigt uns nun aber, diesen Reiz als einen formativen zu bezeichnen? Eine neue Gewebedifferenzierung, die in einer besonderen Struktur und Form der einzelnen Zellen besteht, löst er gewiss nicht aus, was er thut, ist einfach dieses, dass er das Wachstum an bestimmten Stellen des Wimperringes anfacht. Da nun aber dieser rein quantitative Unterschied im Wachstum doch die Entstehung einer qualitativ neuen Form, nämlich des normalen ausgebildeten Pluteus zur Folge hat, so müssen wir den Reiz entschieden den formativen beizählen.

2. Über den formativen Einfluss von Teilen des Centralnervensystems auf die Regeneration von Körperanhängen bei den Crustaceen.

So einfach die durch die sich vergrößernden Kalkstäbe ausgelöste Reizreaktion ist, welche zur Entstehung der Pluteusfortsätze führt, so kompliziert sind die Gestaltungsprozesse, welche durch Reize, die von Teilen des Centralnervensystems ausgehen, ins Leben gerufen werden. Ich denke hier an die Beziehungen, welche ich zwischen der An- oder Abwesenheit der Augenganglien und der Regeneration von neuen Augen oder von Antennen an Stelle der Augen festgestellt habe. Der Sachverhalt ist folgender:

Im Jahre 1896 veröffentliche ich kurz hinter einander zwei kleine Arbeiten, in denen ich mitteilte, dass Vertreter der Dekapodengattungen Palaemon und Sicyonia an Stelle total mit dem Stiel exstirpierter Augen nie wieder Augen, sondern — sofern überhaupt Regeneration eintritt — stets antennenähnliche Organe wiedererzeugen, welche in ihren wesentlichen Zügen mit Antennulis, d. h. mit dem vordersten Antennenpaar der Krebse zu vergleichen sind. Während der folgenden Jahre gelang es mir (8), diese Befunde noch auf eine ganze Reihe anderer Krebse auszudehnen und dabei vor allen Dingen nachzuweisen, dass man ganz andere Resultate erhält, wenn man das Auge mit dem Stiel abschneidet, als dann, wenn man nur das Auge selbst entfernt, den Stiel dagegen stehen lässt. Bei verschiedenen Spezies von Palaemon und bei Eupagurus Prideauxii konnte ich dieses wichtige Resultat feststellen, das unabhängig von mir auch Morgan (2) bei Eupagurus longicarpus erhalten hatte.

Nun liegen aber die Centralorgane der Photoreception, die Augenganglien, im Stiel des Auges, so dass sie also bei Entfernung des letzteren mit entfernt werden, während sie erhalten bleiben, wenn nur das eigentliche Auge abgeschnitten, sein Träger dagegen stehen gelassen wird. Diese anatomischen Überlegungen brachten mich auf die Vermutung, dass die Alternative, ob an Stelle eines exstirpierten Auges wieder ein Auge oder ein Fühler regeneriert wird, durch die An- oder Abwesenheit der Augenganglien entschieden wird. Ich fasste also die Entstehung neuer Augen an Stelle amputierter als eine formative Reizwirkung auf, welche von den Augenganglien auf eine z. Z. noch unbekannte Weise ausgelöst wird. Fällt diese Auslösungsursache weg, so entstehen dagegen an Stelle der Augen heteromorphe Antennulä.

Es liegt auf der Hand, dass diese Ansicht außerordentlich an Wahrscheinlichkeit gewinnen würde, wenn es Krebse mit Stielaugen gäbe, bei denen die Augenganglien nicht in letzteren, sondern im Cephalothorax am Gehirn lägen, und wenn diese Krebse auch bei totaler Exstirpation der Augen mit dem Stiel stets wieder neue Augen, nie aber Antennulä an ihrer Stelle erzeugen würden. Solche stieläugige Krebse entdeckte ich in der Gattung Porcellana, und in der That regenerierten dieselben an Stelle total mit dem Stiel amputierter Augen wieder neue Augen und keine Fühler. Hierdurch war wenigstens für diese Gattung bewiesen, dass nicht nur jene Hypodermiszellen am distalen Teile des Augenstieles, von denen normaler Weise beim Wachstum des Auges die Vermehrung der Ommatidien erfolgt, sondern auch die an der Stielbasis gelegenen Hypodermispartien die Potenzen zur Augenbildung entfalten. Zu-

gleich war aber auch durch diese Befunde im hohen Grade wahrscheinlich gemacht, dass Palaemon und Eupagurus nicht etwa deshalb an Stelle ohne Stiel exstirpierter Augen wieder Augen und an Stelle mit Stiel amputierter Fühler erzeugen, weil nur in ersterem Falle die normaler Weise beim Wachstum des Auges ommatidienliefernden Zellgruppen erhalten bleiben, sondern dass sich deshalb ein Unterschied in der morphologischen Beschaffenheit der Regenerate geltend macht, weil bei der einen Operationsart die Augenganglien erhalten, bei der anderen dagegen entfernt werden, denn die Porcellanen, deren Centralorgane der Photoreception auch bei totaler Amputation der Augen mit dem Stiel vorhanden bleiben, regenerieren stets wieder neue Augen.

Auch mein Befund, dass sitzäugige Krebse, deren Augenganglien ähnlich wie bei den Porcellanen in enger Verbindung mit den im oberen Schlundganglion vereinigten Centralorganen stehen, nach Entfernen der Augen wieder Augen erzeugen, spricht entschieden für meine Ansicht von der formativen Wirkung der Augenganglien. Es ist aber klar, dass letztere erst dann als sicher bewiesen angesehen werden kann, wenn es gelungen ist, bei derselben Krebsspecies aus derselben Stelle der Hypodermis ein neues Auge oder ein antennenähnliches Organ hervorwachsen zu lassen, je nachdem man die betreffende Hypodermispartie dem Einflusse der Augenganglien ausgesetzt oder entzogen hat.

Zahlreich sind die Versuche, welche ich in dieser Richtung sowohl mit Palaemon wie mit Eupagurus angestellt habe. Ich verfuhr hierbei so, dass ich durch einen Scherenschnitt das eigentliche Auge entfernte und den Stiel stehen ließ, aus demselben jedoch mit einer Pincette die leicht zu packenden Augenganglien herausknipste.

Das Resultat war, dass ich in der That bei einem großen Exemplar von Palaemon serratus auf dem Augenstiel ein antennenähnliches Organ entstehen sah, das zwar keinen so hohen Grad der Ausbildung wie jene Heteromorphosen zeigte, welche an Stelle total exstirpierter Augen bei Palaemon entstehen, trotz alledem aber auffallend genug war.[1]) Dieselbe Stelle des Augenstieles, welche nach Amputation des Auges unter Schonung der Augenganglien Ommatidien zu einem neuen Auge hätte liefern können, hat also nach Entfernung der Ganglien ein fühlerartiges Organ aus sich hervorgehen lassen. Daraus ergiebt sich, dass die Hypodermiszellen des distalen Teiles des Augenstieles die Potenzen zu mindestens zweierlei Organen enthalten, und dass die An- oder

---

[1]) Eine eingehendere Beschreibung werde ich später an anderem Orte geben.

Abwesenheit der Augenganglien darüber entscheidet, ob die Potenzen zur Augenbildung in Aktivität treten oder nicht.

Die Entstehung neuer Augen an Stelle amputierter ist also als eine formative Reizwirkung zu betrachten, welche von den Centralorganen der Photorezeption auf die Elemente der Wundfläche ausgeübt wird. Dieser Satz ist nunmehr als sicher begründet anzusehen. Wie kommt es nun aber, dass bei Wegfall der Reizquelle, d. h. bei Entfernung des Stieles mit den Augenganglien die Regeneration nicht einfach unterbleibt, sondern dass in vielen Fällen an Stelle des Auges der distale Teil einer Antennula regeneriert wird? Hierauf scheinen mir zwei Antworten möglich zu sein.

Von diesen ist die zunächst liegende durch die Annahme gegeben, dass hier ein formativer Reiz, der zur Kategorie der „Umschaltungsreize“ gehören würde, vorliegt. Unter einem „Umschaltungsreiz“ verstehe ich aber, wie ich in der zweiten Schrift dieser Serie, pag. 819, dargelegt habe, eine solche Auslösungsursache, welche nicht nur einen bestimmten Entwicklungsprozess in Gang setzt, sondern damit zugleich auch einen anderen abstellt, der jedoch ohne weiteres abzulaufen beginnt, wenn der Anstoß für das erste Gestaltungsgetriebe wegfällt. Die Entwicklung der amphibischen Gewächse mit typisch verschiedener Wasser- und Landform kann man hier als Beispiel anführen. Bei denselben entscheidet bekanntlich die Beschaffenheit des umgebenden Mediums, welcher der beiden möglichen Gestaltungsprozesse in Gang gerät und welcher dagegen am Ablauf verhindert wird. Auch der Einfluss des Lichtes auf die indifferenten Blattanlagen der Rhizome von Circaea lutetiana ist als Umschaltungsreiz zu bezeichnen, da bei Vorhandensein des Lichtes echte Laubblätter, bei seinem Wegfall dagegen, d. h. unter der Erde, schuppenartige Niederblätter aus den Anlagen entstehen.

Wer auf dem Standpunkte der „Maschinentheorie des Lebens“ steht, der kann sich die hier vorliegenden struktuellen Grundlagen der Reaktion bildlich so vorstellen, dass er sich ein Dampfrohr mit zwei verschiedenen Maschinen derartig verbunden denkt, „dass durch Drehung eines und desselben Ventils entweder die eine oder die andere in Aktion gesetzt wird“.

Hiernach könnte man also die Entstehung neuer Augen an Stelle amputierter bei Vorhandensein der Augenganglien und die Wiedererzeugung von Antennulis bei Fehlen der letzteren so auffassen, dass man den Zellen an der Basis des Augenstieles und am Augenstiele selbst die Potenzen zu zwei oder, besser gesagt, zu nur zwei differenten Organbildungsprozessen zuschreibt und dass

man die Potenzen zur Augenerzeugung durch einen von den Augenganglien ausgehenden Reiz aktuell werden, die Antennulabildungspotenzen dagegen potentiell bleiben und erst bei Wegfall der Augenganglien aktuell werden lässt. Dafür, dass an Stelle total mit Stiel und Ganglien exstirpierter Augen bei Krebsen Antennulä entstehen, braucht man also nicht eine besondere Auslösungsursache verantwortlich zu machen, sondern es genügt hierfür einfach der Wegfall des formativen Reizes, der von den Augenganglien ausgeht und zur Augenbildung führt. Dies wäre die eine Auffassungsmöglichkeit der Regenerationsthatsachen, die ich am Crustaceenauge entdeckt habe.

Es wäre nun aber auch möglich, dass das Wegfallen der Augenganglien doch nicht allein zum Inthätigkeitsetzen der Antennulabildungsprozesse genügt, sondern dass hierzu ein formativer Reiz notwendig ist, der von den Centralorganen des ersten Fühlerpaares auf die Zellen der Wundfläche ausgeübt wird. Dafür, dass beim Fehlen der Augenganglien die Centralorgane der Antennulä formativ helfend einspringen, könnte man aber die nahe Lage derselben an der Wundstelle verantwortlich machen.

Wie kommt es nun aber, dass nach Entfernen der Sehcentren andere Gehirncentren formativ helfend einspringen? Wie lässt sich dieses „Einspringen“ begreiflich machen?

Ich glaube, dass man hier vielleicht mit der Auffassung weiter kommt, dass sämtliche nervöse Centralorgane der Crustaceen auf alle in der Nähe liegenden Hypodermispartien einen formativen Einfluss ausüben könnten, dass sie aber daran durch andere Gangliengruppen verhindert und auf bestimmte Stellen beschränkt werden, mit denen sie in topographischer und anatomischer Hinsicht am engsten verbunden sind. Fällt irgendwo dieser beschränkende und hemmende Einfluss durch Entfernung nervöser Centren weg, so wird das von letzteren beherrschte Gebiet nunmehr von jenen Centren formativ beeinflusst werden, welche mit den entfernten in engster Verbindung standen. Jedes nervöse Centralorgan würde also nicht nur eine gestaltende Wirkung auf die ihm zukommenden peripheren Körperregionen ausüben, sondern zugleich verhindern, dass an diesen Stellen sich gleichzeitig andere formative Einflüsse geltend machen können. Letztere können jedoch sofort in Erscheinung treten, wenn das Hemmnis durch Entfernung der betreffenden nervösen Centren beseitigt wird. Eine Konsequenz dieser Auffassungsart würde es sein, dass man an Stelle total mit den Sehcentren exstirpierter Augen auch noch andere Gliedmaßen als Antennulä, z. B. Abdominalfüße, aus der Wundfläche hervorwachsen lassen könnte, wenn die entsprechenden nervösen Centralorgane an Stelle der entfernten Sehcentren implantiert würden.

Ein reiches Feld für künftige Untersuchungen liegt also hier offen vor uns. Welche der beiden erörterten Möglichkeiten der Auffassung der merkwürdigen Regenerationserscheinungen nun aber auch durch diese künftigen Forschungen als richtig erkannt werden mag, eines wird durch dieselben nicht beeinflußt, sondern ist schon jetzt klar. Es ist dies die Zweckmäßigkeit der Regeneration von Fühlern an Stelle total mit den Ganglien exstirpierter Augen. Denn da wir erkannt haben, dass die Entstehung der letzteren von dem formativen Reiz abhängig ist, der von den Augenganglien ausgeht, so können ja die Krebse nach Entfernung der letzteren bei dem besten Willen keine neuen Augen erzeugen, da hierzu einfach die Mittel fehlen. Wenn sie nun aber trotzdem an Stelle der amputierten Augen nicht Nichts, sondern Fühler regenerieren, die ihnen wenigstens Tast- und chemische Reize vermitteln können, so müssen wir dieses Geschehen entschieden zweckmäßig nennen. Wenn ich über einen Fluss setzen will und kann mir keine Brücke bauen, rudere aber auf einem Baumstamm hinüber, so handele ich auch zweckentsprechend. Ich gebe deshalb Gustav Wolff (3) vollkommen Recht, der bereits vor einigen Jahren Kupffer gegenüber betonte, die Entstehung einer Antenne an Stelle eines Auges könne doch als zweckmäßige Leistung des Organismus aufgefasst werden, „wenn er aus irgend welchen Gründen das Auge nicht regenerieren kann.“

Da die Entstehung der Pluteusfortsätze durch den Reiz der sich vergrößernden und vorwärts schiebenden Kalknadeln und die Wiedererzeugung neuer Augen an Stelle amputierter unter dem Einfluss der Augenganglien bei Krebsen bis jetzt eigentlich die einzigen bekannten und experimentell bewiesenen Fälle innerer ontomorphogener Reize repräsentieren, so würden die folgenden Auseinandersetzungen einen allzu problematischen Charakter an sich tragen, wenn es — vom künstlichen Experimente abgesehen — nicht noch andere Mittel gäbe, mit denen wir die Wirkung formativer Reize in der Ontogenese wahrscheinlich machen können.

Von diesen anderen Handhaben, welche freilich — wenn ich mir die Sache recht überlegt habe — die Zahl zwei nicht übersteigen, stehen die Missbildungen, d. h. jene Experimente obenan, welche die Natur selbst anstellt. Wird z. B. bei Verlagerung eines Organes ein anderes konstant mit verlagert, und fällt beim Fehlen des einen auch stets das andere mit fort, so liegt es nahe, an eine kausale Beziehung zwischen beiden Organen zu denken.

In zweiter Linie kann uns sodann bei der Aufdeckung innerer formativer Reize die Beobachtung der Entwicklungsgeschichte solcher zusammengesetzter Organe gute Dienste leisten, welche in

größerer und anscheinend individuell z. T. stark schwankender Zahl (z. B. Tastkörperchen) vorkommen. Besteht z. B. ein solches Organ aus zwei differenten Teilen, und folgt auf die Entstehung des einen stets die des zweiten, und tritt dieser letztere nie allein in Erscheinung, so lässt sich daraus schließen, dass der zuerst entstehende Teil die Bildung des zweiten auslöst. Da aber ein Post hoc noch kein Propter hoc ist, so wird man solche Schlüsse mit einiger Reserve aufzunehmen haben, da nur in seltenen Fällen Missbildungen zu ihrer Stütze helfend eingreifen können.

Wir werden uns bei dem Aufzählen weiterer Beispiele innerer formativer Reizwirkungen im folgenden zuerst an die Missbildungen um Unterstützung wenden und dann den zuletzt angegebenen Weg zum Aufsuchen von Induktionen spezifischer Gestaltung durch innere Faktoren einschlagen.

3. Die Abhängigkeit der Entstehung der Muskeln von den aus den Spinalganglien stammenden Nerven.

Im Anschluss an den experimentell geführten Nachweis, dass die Entstehung neuer Augen an Stelle exstirpierter bei Crustaceen von der Anwesenheit der Augenganglien abhängig ist, dürfte es am angebrachtesten sein, zunächst auf das Abhängigkeitsverhältnis zu sprechen zu kommen, welches zwischen den Muskeln und den zugehörigen Nerven existiert.

Werden die zu einem Muskel führenden Nerven auf eine grössere Strecke exstirpiert oder atrophieren dieselben aus irgend einem Grunde, so degenerieren auch die Muskeln, an deren Stelle schließlich — falls keine Restitution der Nerven eintritt — nur noch bindegewebige Stränge aufzufinden sind.[1]) Dieses ist eines der bekanntesten Abhängigkeitsverhältnisse der physiologischen Morphologie. Natürlich lehrt dieses Abhängigkeitsverhältnis zunächst nur, dass die Nerven zur Erhaltung der Muskeln notwendig sind, nicht aber, dass auch die Entstehung der letzteren von den ersteren formativ beeinflusst wird.

Aus einer klaren Schrift von Ernst Heinrich Weber „Über die Abhängigkeit der Entstehung der animalischen Muskeln von der der animalischen Nerven", die im Jahre 1851 erschien und mit großem Sinn für entwicklungsphysiologische Fragen abgefasst ist, geht nun aber deutlich hervor, dass die Anwesenheit der Nerven auch für die Genese der Muskeln eine Notwendigkeit ist, d. h. dass die Ausbildung gewisser Mesodermpartien zu Muskeln von

---

[1]) Näheres hierüber findet sich z. B. bei Erb, pag. 377—384, ferner in den Lehrbüchern der pathologischen Anatomie.

einem formativen Reiz ausgelöst wird, den die zugehörigen Nerven auf die ersteren ausüben. Welcher Art dieser Reiz ist, ob vielleicht chemischer oder unbekannter Natur, wissen wir z. Z. nicht, doch kann uns diese Frage vorläufig auch gleichgültig sein. Nur zweierlei möchte ich in dieser Hinsicht erwähnen: Erstens nämlich, dass hier bei der ontogenetischen Entstehung der Muskeln vasomotorische Einflüsse der Nerven von vornherein aus dem einfachen Grunde vollkommen ausgeschlossen sind, weil sich die Muskelgefäße nicht vor den Muskeln anlegen, und weil die Gefäßwandungen bekanntlich zunächst nur aus Endothelröhren bestehen, so dass die Nerven, selbst wenn sie bereits funktionsfähig wären, noch gar keinen Einfluss auf die Blutzufuhr zu bestimmten Gewebepartien ausüben können. Zweitens möchte ich davor warnen, den Einfluss der Nerven auf die Genese der Muskeln als einen „nutritiven“ oder „trophischen“ zu bezeichnen, da diese beiden Worte vieldeutig sind und darum den Stempel der Unklarheit an sich tragen, obgleich sie in aller Munde sind. Unserem Sprachgebrauch zufolge ist der Einfluss der Nerven als ein formativer Reiz zu bezeichnen: Wie an den Hyphen gewisser Pilze durch die Berührung mit der Wirtspflanze die Entstehung von Haustorien ausgelöst wird, so werden bestimmt gelagerte Mesodermzellen durch die Nervenfasern zur Produktion von Muskelfibrillen veranlasst.

Den Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung liefern die folgenden Befunde E. H. Weber's, welche sich auf ein neugeborenes Kalb beziehen, dem ein großer Teil der Wirbelsäule fehlte, und dessen Hinterbeine im Gegensatz zur Norm nur ungefähr halb so schwer wie die Vorderbeine waren. „Bei der Zergliederung desselben fanden wir — so berichtet Weber wörtlich —, dass das Gehirn und der in den Halswirbeln liegende Teil des Rückenmarkes nebst ihren Nerven von normaler Größe und Bildung waren, dass das Rückenmark aber am ersten Brustwirbel aufhörte, so dass der zweite Brustwirbel zwar einen zugespitzten hohlen Fortsatz des Schlauchs der Dura mater nicht aber der Pia mater und keinen Endfaden des Rückenmarkes enthielt, und der dritte Brustwirbel gar keinen Rückgratkanal einschloss, sondern als ein solider, unregelmäßiger Knochen in die Brusthöhle hineinragte und daselbst mit einem im Mediastinum posticum liegenden, durch ein Band verbundenen, unregelmäßigen Knochenstücke locker zusammenhing. Von hier an fehlte die ganze übrige Wirbelsäule und folglich mangelten auch die meisten Brustwirbel, alle Lendenwirbel, das Kreuzbein und die Schwanzwirbel. Es waren nur 8 Halsnerven und 1 Rückennerv vorhanden, alle anderen fehlten, d. h. es fehlten nicht nur, wie in anderen missgebildeten Embryonen, bei

welchen das Rückenmark zerstört ist, die Ursprünge der Nerven am Rückenmarke, sondern diese Nerven fehlten auch in den Teilen des Körpers, zu denen sie sich hätten begeben sollen." Dieser Verteilung der Nerven entsprach in allen Stücken das Vorkommen der Muskeln am Körper. Während nämlich letztere am Kopfe, am Halse und an den Vorderbeinen regelmäßig ausgebildet waren, suchte man nach ihnen in dem nervenfreien Bezirk, am Becken, an den Hinterbeinen und an dem unteren Teile des Bauchs vergeblich, „obwohl der Pelz regelmäßig gebildet, und die Hufe entwickelt waren, auch die Knochen[1]) so ziemlich ihre gewöhnliche Länge und Dicke hatten, und endlich Zellgewebe, Fett, Arterien, Venen und Lymphdrüsen vorhanden waren. Sogar die Sehnen einiger Muskeln konnten frei präpariert werden, von den Muskeln selbst aber war keine Spur zu sehen. Die Sehnen gingen von den Knochen aus, denen die Muskeln angehören sollten. Auf der anderen Seite endigten sie sich aber in sehnige Häute, an die sich im Gegensatz zur Norm keine Muskel-, sondern Fettlamellen ansetzten."

Würde der Befund E. H. Weber's allein stehen, so wäre man noch nicht gezwungen, das Zusammenfallen des Fehlens der Nerven mit dem der Muskeln als ein gesetzmäßiges anzusehen, sondern man brauchte dasselbe nur als ein rein zufälliges aufzufassen. Es giebt nun aber noch zwei ähnliche, von Alessandrini beobachtete Fälle, welche uns dazu zwingen, einen kausalen Zusammenhang zwischen Nerven und Muskeln anzunehmen. Wir halten uns bei der Schilderung dieser beiden Fälle an das eingehende Referat, welches E. H. Weber in seiner Abhandlung von den Mitteilungen Alessandrini's gegeben hat. Der eine dieser beiden Fälle bezieht sich ebenfalls auf ein Kalb, während der andere an einem neugeborenen Schweine zur Beobachtung kam.

„Dem neugeborenen Kalbe fehlte nicht nur ein Teil der Medulla spinalis, wie das öfter als Wirkung der Wassersucht beobachtet wird, sondern die aus den Wirbeln bestehende knöcherne Kapsel und die Meningen, in welchen der fehlende Teil des Rückenmarks eingeschlossen gewesen sein würde, wenn er gebildet worden wäre." „Der vorhandene Teil des Rückenmarks war natürlich gebildet; mit ihm standen 18 Nervenpaare, nämlich 8 Halsnervenpaare und

[1]) „Die Gelenke, durch welche die Hinterbeine mit dem Becken und die verschiedenen Abteilungen der Beine unter einander verbunden sind, waren unbeweglich (l. c. pag. 565)", „wahrscheinlich wegen des Mangels der Muskelfasern, denn unter diesen Umständen waren die Gelenke während des Lebens des Fötus niemals in Bewegung gesetzt worden (pag. 568)". Eine für die Entstehung der Gelenke interessante Thatsache!

10 Rückennervenpaare in Verbindung." Am auffallendsten war aber, „dass in allen Teilen, zu welchen keine Rückenmarknerven gelangten, auch die willkürlichen Muskeln ganz fehlten. Am hinteren Teile des Kalbes von seiner Mitte an war keine Spur einer Muskelfaser zu finden." „Alessandrini war erfreut, zu sehen, dass am Bauche nur diejenigen Portionen der Muskeln sichtbar waren und rot gefunden wurden, welche noch von den Rückgratsnerven Fäden erhielten, und dass an den Stellen, wo die Nerven fehlten, die Muskeln sogleich verschwanden."

Bei dem missgebildeten Schwein war der vordere Teil der Medulla spinalis regelmäßig gebildet, „hatte am unteren Teile des Halses die gewöhnliche Halsanschwellung, endigte aber dann vom 2. bis zum 5. Rückenwirbel in einem Markkegel, dessen abgerundetes Ende dicht unter dem Ursprunge des 13. Spinalnerven lag. Es waren 7 Halswirbel und 6 Rückenwirbel vorhanden." „Während nun die übrigen Rückenwirbel, die Lendenwirbel und die Kreuzwirbel fehlten, begann wieder zwischen den Sitzbeinen der Schwanz, und in dem Kanale der vier ersten Wirbel desselben lag eine kleine isolierte Abteilung des Rückenmarks als ein zugespitzt endigender Markcylinder, von welchem vier Schwanznervenpaare entsprangen; und dieser Schwanz war mit Muskeln versehen. Der Kopf, Hals, der vordere Teil des Thorax und die Brustglieder . . . hatten starke Muskeln. Das ganze System der willkürlichen Muskeln, welche dem hinteren Teile des Rumpfs und den Hinterbeinen angehörten, fehlte, und zugleich fehlten auch die Nerven."

Da die Beobachtungen, welche von Alessandrini und Weber an drei Missbildungen, die von den zwei differenten Unterordnungen der Artiodactylen herrühren, gemacht worden sind, in dem wesentlichen Befunde übereinstimmen, so kann das Zusammenfallen des Fehlens der Muskeln mit denen der Nerven in dem zuerst geschilderten Fall kein zufälliges, sondern muß ein gesetzmäßiges gewesen sein. Aus den Thatsachen geht also unwiderleglich hervor, dass eine Kausalbeziehung zwischen den Nerven und Muskeln auch schon während der Embryonalentwicklung existiert.

In welcher Richtung findet nun aber diese Kausalbeziehung statt? Geht die erste Wirkung von den Nerven oder von den Muskeln aus? Angesichts der entwicklungsgeschichtlichen Thatsache, dass sowohl die vorderen wie die hinteren Nervenstränge des Rückenmarks vor Differenzierung der Muskeln auszuwachsen beginnen, müssen wir uns für die erste Alternative entscheiden: Die erste Wirkung geht von den Nerven aus. Diese Thatsache

verhindert natürlich nicht, dass später die Muskeln den zugehörigen Nervenapparat beeinflussen können, wie daraus ersichtlich ist, dass nach Amputation von Gliedern — wie besonders von Vulpian festgestellt worden ist — infolge des „dauernden Ausfalls motorischer Funktionen sekundäre Atrophie nicht allein an den peripheren Nerven und Nervenwurzeln, sondern selbst am spinalen Apparate, und zwar ebenso an der weißen wie grauen Substanz sich ereignen können.“[1])

Nachdem somit eine Kausalbeziehung zwischen Nerven und Muskeln während der Ontogenese festgestellt und nachgewiesen worden ist, dass die erste Wirkung von den Nerven ausgeht, fragt es sich weiter, worin diese Kausalbeziehung eigentlich besteht? Besteht sie wirklich darin, dass die Nerven auf die Muskelplatte einen formativen Reiz ausüben und diese zur Differenzierung in Muskeln veranlassen, oder differenzieren sich letztere selbst, unabhängig von den Nerven, deren Anwesenheit dann auch während der Embryonalentwicklung nur zur Erhaltung der Muskeln im statu quo, dagegen nicht zu ihrer Ausbildung notwendig wäre. Angesichts der von Alessandrini und Weber mitgeteilten Thatsachen könnte man nämlich auch letztere Ansicht vertreten und behaupten, die Muskeln wären bei den betreffenden Missbildungen zuerst entstanden, dann aber nach ihrer Ausbildung sekundär degeneriert, da keine Nerven vorhanden waren, die aus vorläufig noch unbekannten Gründen strukturerhaltend auf sie wirkten und sie außerdem zur Ausübung ihrer Funktion befähigten.

Wir müssen uns aus folgenden Gründen für die erstere Auffassung, d. h. für die Abhängigkeit nicht nur der Erhaltung, sondern auch der Entstehung der Muskeln von den zugehörigen Nerven erklären.

Erstens wird nämlich die Ausbildung der Muskelfasern erst ziemlich spät vollendet, da letztere anfänglich nur eine periphere Schicht quergestreifter Substanz aufweisen und erst auf weiter vorgerückteren Stadien durch und durch fibrillenhaltig werden. „Der Zeitpunkt, an welchem die Muskelfasern ‚solid‘ werden, wechselt von Embryo und von Muskel zu Muskel. Beim menschlichen Fötus ist am Ende des fünften oder am Anfang des sechsten Monats in der oberen Extremität die Mehrzahl der Fasern solid, die der unteren Extremität werden es jedoch nicht vor dem siebenten Monat.“

Zweitens schreitet aber die Muskelatrophie nach Nervenatrophie oder -Durchschneidung gar nicht so rasch vorwärts. Die ersten

[1]) cf. Friedreich, pag. 140. Daselbst auch Litteraturangaben.

Anzeigen beginnen sich gewöhnlich nach etwa 14 Tagen bemerkbar zu machen; bis aber alle Muskelfasern verschwunden, und nur noch das interstitielle, gewucherte Bindegewebe übrig geblieben ist, darüber können Monate und Jahre vergehen. Als Beispiel greife ich die Befunde von Ed. Krauss an Kaninchen nach Durchschneidung des Ischiadicus heraus, obwohl dieselben in dieser Hinsicht den früheren Angaben anderer Forscher gegenüber nichts neues lehren. Die ersten, noch nicht bedeutenden histologischen Veränderungen zeigten sich hier nach 12—20 Tagen, sie wurden im Lauf der Zeit immer deutlicher, die Muskelfasern wurden schmäler, das interstitielle Gewebe verbreiterte sich und zeigte an vielen Stellen Fettentwicklung, aber selbst 84 Tage nach erfolgter Neurotomie war von einem gänzlichen Schwund der Muskeln noch keine Rede. Sicherlich wird eine ziemlich bedeutende Verschiedenheit in Bezug auf die Zeit des vollständigen Ablaufs der Muskelatrophie bestehen, so viel aber steht doch fest, dass weder die Trächtigkeitsdauer des Rindes, welche 10 Monate beträgt, noch die des Schweines, die sich auf 4 Monate beläuft, erst zur vollständigen Ausbildung und dann zur sekundären vollständigen Degeneration der Muskeln ausreichen würde.

Wir können demnach nicht umhin, uns für die Notwendigkeit der Nerven nicht nur zur Erhaltung, sondern auch zur Entstehung der Muskeln während der Embryonalentwicklung auszusprechen.

Wir gehen nun wieder einen Schritt weiter und fragen, von welchen Nerven dieser formative Reiz auf die Zellen der Muskelplatten ausgeübt wird? Die meisten Leser werden sich wahrscheinlich über diese Frage wundern, da es doch ausgemacht sei, dass hier nur die Nerven der vorderen Wurzeln, die motorischen Nerven in Betracht kommen können. Wir wollen uns jedoch durch diese allgemein verbreitete Ansicht von einer eingehenden, kritischen Prüfung der Frage nicht abhalten lassen.

Nachdem bereits früher Kölliker, Reichert u. a. gewisse Fasern in den Muskeln für sensible Nervenfasern erklärt hatten, ist durch die ausgezeichneten experimentellen und histologischen Untersuchungen des damals 21-jährigen Carl Sachs[2]) das Vorkommen sensibler Nervenfasern in den Muskeln mit Sicherheit festgestellt worden. Abgesehen von den motorischen Nerven der

[1]) Ch. Sedgwick Minot, pag. 482.

[2]) Abgesehen von den Originalarbeiten von Sachs vergl. man: Funke, Der Tastsinn und die Gemeingefühle, in Hermann's Handbuch d. Phys. Bd. 3, II., pag. 366 und ferner Kölliker, Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl. Bd. 1, pag. 387 ff. 1889.

vorderen Wurzeln des Rückenmarkes erhalten die Muskeln also auch noch Fasern, die von den Zellen der Spinalganglien ausgehen und demnach den hinteren Wurzeln der gemischten Spinalnerven angehören.

Die Frage, ob den motorischen oder sensiblen Nerven oder vielleicht auch allen beiden eine formative Reizwirkung auf die zugehörigen Muskeln zukommt, würde sich leicht entscheiden lassen, wenn es Missbildungen gäbe, bei denen von den Wurzeln der gemischten Spinalnerven nur eine vorhanden wäre, und bei denen sich mit dem Vorhandensein der einen stets auch die Anwesenheit normal entwickelter Muskeln verbinden würde. Solche Missbildungen würden nämlich im Verein mit dem oben festgestellten Kausalnexus zwischen Vorhandensein der Nerven und der zugehörigen Muskeln beweisen, dass die fehlenden Nerven zur Entstehung der Muskeln aus den Muskelplatten nicht nötig sind, dass der formative Reiz dazu also von den anwesenden Nerven ausgeht. Würde es sich bei kritischer Prüfung des vorhandenen teratologischen Materials herausstellen, dass bei Vorhandensein nur einer Nervenkategorie die Muskeln zwar gebildet, aber nicht ihre normale Ausbildung erreicht haben, so dürfte dieses darauf hinweisen, dass sowohl die vorderen wie die hinteren Nervenwurzeln einen Einfluss auf die Muskelentwicklung haben, wobei vielleicht der Hauptanteil nur einer Kategorie zukommt.

Missbildungen, welche uns bei Entscheidung dieser Fragen Dienste leisten, giebt es nun in der That. Sie werden repräsentiert von jenen Fällen, wo sich mit Anencephalie zugleich auch Amyelie verbindet, d. h. wo nicht nur das Gehirn, sondern auch das ganze Rückenmark fehlt. Das Vorkommen solcher Missbildungen ist nicht einmal selten. Ich greife aus der reichen Auswahl jenen Fall heraus, den O. von Leonowa in eingehender Weise unter Berücksichtigung der neueren Forschungen über die Entwicklung des Nervensystems beschrieben hat. Es handelt sich um einen menschlichen Embryo von 34 cm Körperlänge.

Die makroskopische Untersuchung ergab die normale Ausbildung der Knochen der Extremitäten und die gute Entwicklung der Muskeln und der Haut, welche sich nur auffallend fettreich erwiesen. Augen und Ohren waren gebildet worden, vom Schädel war jedoch „nur die Basis und der Occipitalknochen (beide in unförmige derbe Knochenmassen verwandelt) vorhanden; im letzteren ist das Foramen occipitale magnum total verwachsen.“ Die Wirbelsäule fand sich zwar vor, bildete aber einen offenen Kanal, weil die hinteren Bögen nicht zur Ausbildung gekommen waren. Obwohl nun Gehirn und Rückenmark vollständig fehlen, ist der Wirbel-

kanal „in seiner ganzen Ausdehnung ausgefüllt von Nervenwurzeln (namentlich von denen der Cauda equina). Dieselben durchbrechen lateralwärts eine ziemlich derbe, flachliegende Membran (Dura mater), nach deren sorgfältiger Ablösung sich eine ganze Reihe von ziemlich normal aussehenden Spinalganglien vorfinden.“ Alle centripetalen Wurzeln dieser Ganglien enden nach kürzerem oder z. T. auch erst nach langem Verlauf blind im Wirbelkanal. Von den vorderen, motorischen Wurzeln fehlte jede Spur, was ohne weiteres verständlich ist, da ja mit dem Fortfall des gesamten Rückenmarkes auch die Ganglienzellen der Vorderhörner fehlten. Trotz alledem zeigten aber die Muskeln weder in den vorderen noch in den hinteren Extremitäten „irgend welche Bildungsanomalien“; sie boten „durchweg normale Form und Farbe dar“.

So müssen wir also aus diesen Thatsachen und dem oben gewonnenen Ergebnis, dass die Entstehung der Muskeln von den Nerven abhängig ist, den auffallenden Schluss ziehen, dass es nicht die motorischen Nerven, sondern die sensiblen, aus den Spinalganglien stammenden Nervenfasern der Muskeln sind, welche die Entstehung derselben während der Ontogenese formativ beeinflussen? Die Frage wäre mit „Ja“ zu beantworten, wenn der Einwand widerlegt wäre, dass das Gehirn und Rückenmark mit den vorderen, motorischen Wurzeln der Spinalnerven erst, nachdem die Muskeln das betreffende Ausbildungsstadium erreicht hatten, sekundär degeneriert wären.

Die Thatsache, dass der von v. Leonowa beschriebene Embryo Augen, die freilich nicht vollständig normal ausgebildet waren, da ihnen die Nervenfaser- und Ganglienzellenschicht der Retina fehlte, und außerdem Spinalganglien besaß, setzt uns in den Stand, den Zeitpunkt zu bestimmen, nach welchem die unbekannte Ursache störend in den Entwicklungsprozess des Centralnervensystems eingegriffen haben muss. Dieses kann nämlich erst geschehen sein, nachdem die Augenblasen vom primären Vorderhirn abgegliedert und an der Übergangsstelle der Medullarrinne in das Ektoderm die Spinalganglienanlagen gebildet worden waren. Da nun bekanntlich beide Differenzierungsprozesse sehr frühzeitig auftreten, und sich bei den Amnioten das Gehirn bereits ziemlich weit entwickelt haben kann, bevor die Medullarrinne bis zum kaudalen Ende Röhrenform angenommen hat, so ist es nicht ausgeschlossen, dass die unbekannte Ursache auf einem sehr frühen Stadium die Entwicklung des Gehirns und Rückenmarks gestört hat. In der That fasst Dareste die Anencephalie im wesentlichen als eine Hemmungsmissbildung auf frühen Stadien, als eine unvollkommene mit verhinderter

Schließung verbundene Ausbildung des Medullarrohres auf. Auch von Recklinghausen ist bei seinen Untersuchungen über Spina bifida zu der Ansicht gelangt, dass die Ursache, welche Anencephalie, Amyelie und Rachischisis, d. h. Offenbleiben des Wirbelkanals zur Folge hat, auf allerfrühestem Stadium störend in die Entwicklung der Rückenwülste eingegriffen hat. Endlich geht die Berechtigung, ja wir können wohl sagen: die Richtigkeit dieser Auffassung aus der Arbeit hervor, welche neuerdings Veraguth über diese Missbildungen veröffentlicht hat. Hiernach hätte sich also bei der von Leonowa'schen Missbildung die gesamte Muskulatur des Körpers von ihren frühesten Stadien an, auf denen die Länge des Embryo nur mehrere Millimeter betrug, ohne Vorhandensein der motorischen Nerven bis zu jenem hohen Ausbildungsgrad entwickelt, den der 34 cm lange, also ungefähr aus dem 6. bis 7. Monat stammende[1]) Fötus aufwies.

Nach einer anderen, weit verbreiteten Auffassung, welche bereits von Morgagni[2]) vertreten, seit Meckel und Ét. Geoffroy Saint-Hilaire aber von zahlreichen Forschern bekämpft worden ist, wäre die Anencephalie auf Wassersucht, d. h. auf eine abnorme Vermehrung der Flüssigkeit im Cerebrospinalkanal zurückzuführen. Gegen diese Auffassung scheint mir im vorliegenden Falle die Thatsache zu sprechen, dass der Wirbelkanal nicht vollständig leer war, sondern dass sich in demselben die centripetalen Nervenstämme der Spinalganglien befanden. Wenn nämlich das gesamte Gehirn und Rückenmark durch die Wassersucht zum Schwund gebracht worden sind, so ist nicht einzusehen, warum die centripetalen Stämme der Spinalganglien verschont worden und im Wirbelkanal liegen geblieben sein sollten. Man könnte freilich hierauf erwidern, dass diese Stränge anfänglich mit vernichtet worden seien, dass sie sich aber später nach Ablauf der Krankheit wieder regeneriert hätten, was sie ja konnten, da die zugehörigen Ganglienzellen in den Spinalganglien erhalten geblieben waren Wenn wir aber auch diesen Gegeneinwand als berechtigt zugeben, so muss trotzdem ein langer Zeitraum zwischen dem Eingreifen der störenden Ursache und dem Erreichen jenes Stadiums verstrichen sein, das von dem 34 cm langen Fötus repräsentiert wird, da der Wirbelkanal nicht geschlossen war. „Beim menschlichen Embryo von 8 Wochen ragen die Neuralbögen nur ein kurzes Stück zu beiden Seiten des Rückenmarks dorsal hervor.“[3]) Der Wirbelkanal ist also auf diesem

---

[1]) Vergl. die für unseren Zweck genügenden Tabellen bei Ch. Sedgwick Minot, pag. 37.

[2]) Vergl. Dareste, pag. 384.

[3]) Minot, pag. 431.

Stadium noch offen, so dass spätestens auf diesem die Degeneration des Rückenmarkes hervorgerufen worden sein müsste. Ein menschlicher Embryo von 8 Wochen misst aber erst einige wenige Centimeter, so dass ein solcher mindestens 30 cm länger werden muss, um die Größe des von v. Leonowa beschriebenen missgebildeten Fötus zu erreichen. Die Ausgestaltung des Muskelsystems würde also auch nach dieser Auffassung größtenteils ohne die Möglichkeit einer Beeinflussung durch die motorischen Nerven stattgefunden haben. Da nun aber eine formative Beeinflussung durch die zugehörigen Nerven doch notwendig ist, so dürfte es nicht allzu gewagt sein, den Fasern, welche v. Leonowa aus den sensiblen Nervenstämmen in die Muskeln eintreten sah, formative Wirkung auf letztere zuzuschreiben. Ich gebe zu, dass dieser Schluss noch nicht ganz bindend ist, beachtenswert scheint er mir aber in sehr hohem Maße zu sein.

Wer übrigens mit dem einen angeführten Beispiel nicht zufrieden ist, der sei darauf hingewiesen, dass ähnliche Fälle, wie der von v. Leonowa beschriebene, ziemlich häufig sind. Nach Schaper hat z. B. Fraser entsprechende Beobachtungen an einem menschlichen Fötus gemacht, und auch Ernst Heinrich Weber kam ein ähnlicher Fall zu Gesicht. Bei anderen Säuge- und Wirbeltieren kommen anencephale Missbildungen viel seltener als beim Menschen vor, ohne aber gänzlich zu fehlen, wie aus den Angaben Dareste's (pag. 384) ersichtlich ist.

Wenn wir somit mit einigem Recht den hinteren Wurzeln der Spinalnerven einen formativen Einfluss auf die Ausbildung des Muskelsystems zuschreiben zu können scheinen, so soll damit nicht etwa jeder Einfluss der motorischen Nerven auf die Muskeln geleugnet werden. Denn dass in der postembryonalen Periode ein solcher Einfluss mindestens insofern vorhanden ist, als durch die motorischen Nerven die Funktion, welche die Muskeln stärkt, erst ermöglicht wird, ist ja allbekannt. Inwieweit ein derartiger Einfluss der vorderen Nervenwurzeln auch schon während der letzten Zeit der Embryonalentwicklung eine Rolle spielt, ist nach dem vorliegenden Thatsachenmaterial nicht mit Bestimmtheit zu entscheiden. Die zweite Frage aber, ob den motorischen Nerven außer diesem indirekten Einfluss, den sie durch die ermöglichte und wachstumsfördernde Ausübung der Funktion auf das Muskelsystem ausüben, noch ein anderer gestaltender Einfluss unbekannter Art zukommt, der den von den hinteren Nervenwurzeln ausgehenden formativen Reiz in seiner Wirkung unterstützt, ist nach den Befunden an anencephalen und amyelitischen Missbildungen jedenfalls nicht zu bejahen, denn in den angeführten Fällen von Anencephalie war

das System der quergestreiften Muskeln den Angaben der Forscher zufolge normal entwickelt, während sich doch ein Manko hätte herausstellen müssen, wenn zur vollständig normalen Ausgestaltung der Muskeln, abgesehen vom formativen Einfluss der hinteren Wurzeln, noch eine von den vorderen Nervenwurzeln ausgehende Wirkung unbekannter Natur notwendig wäre.

Nachdem wir somit alle Möglichkeiten kritisch erörtert haben, scheinen wir wider Erwarten einigermaßen dazu berechtigt zu sein, den Satz aufzustellen, dass allem Anscheine nach nicht den vorderen, motorischen Wurzeln, sondern den hinteren sensiblen eine formative Wirkung bei der Entstehung der willkürlichen Muskulatur zukommt. Ich betone hierbei das Wort willkürlich, weil nur zur Beurteilung der Abhängigkeit der willkürlichen Muskulatur die Befunde an Missbildungen Angriffspunkte abgeben.

Trifft der aufgestellte Satz das Richtige, dann bieten auch die Schaper'schen Befunde an Kaulquappen keine Schwierigkeiten der Auslegung mehr, obwohl natürlich ein Satz, der an höheren Säugetieren gefunden wurde, nicht auch unbedingt für Amphibien Geltung zu haben braucht. Schaper beobachtete bekanntlich, dass die Muskulatur „sowohl morphologisch zu vollkommener Entwicklung“ gelangte, als sich auch „histologisch mehr oder weniger zu derselben Höhe wie in der normalen Larve“ differenzierte, obwohl die Vorderhornzellen des Rückenmarkes vollständig atrophiert waren. Aus dieser Thatsache ist aber nicht der Schluss zu ziehen, dass sich die Muskulatur unabhängig vom Nervensystem weiter entwickeln kann, da bei dem Schaper'schen Versuchstier die hinteren, sensiblen Wurzeln mit den Spinalganglien vorhanden waren. Wenn auch letztere vernichtet gewesen wären, und die Muskeln hätten sich doch entwickelt, erst dann würde man von einer unabhängigen Differenzierung der Körpermuskulatur reden können. Sollte letzteres Ergebnis durch künftige Versuche in der That zu Tage gefördert werden, so wäre damit die Richtigkeit des oben aufgestellten Satzes für die Amphibien zwar ausgeschlossen, für die höheren Säugetiere, bei denen er gewonnen wurde, aber noch nicht.

Ja, aber die Thatsache ist doch nicht abzuleugnen — so höre ich sagen — dass im postembryonalen Leben die Erhaltung der Muskeln von dem Unversehrtsein der motorischen Nerven resp. ihrer Centren abhängig ist. Die neurotische Muskelatrophie, die Folgen von Läsionen motorischer Centren, sowie die zahlreichen Durchschneidungsversuche beweisen dieses, so kann man in den Lehrbüchern der Physiologie und Pathologie und in vielen Spezialarbeiten lesen. Deuten diese Thatsachen nicht darauf hin, dass,

wenn überhaupt Nerven Einfluss auf die ontogenetische Entstehung von Muskeln haben, diese Nerven die motorischen sein müssen? Ich muss hierauf erwidern, dass ich diesem Schluss zum mindesten keine Beweiskraft zusprechen kann, denn etwas, welches ein Mittel zur Erhaltung von etwas anderem repräsentiert, braucht keineswegs dieses andere hervorgerufen zu haben. Die Erhaltung eines Hauses im statu quo ist z. B. vom Vorhandensein eines Daches abhängig, und doch war die Entstehung des Hauses nicht an die Anwesenheit des Daches gebunden. Wenn somit die Verbindung der ausgebildeten Muskeln mit den motorischen Nerven und ihren Centren zur Erhaltung beider notwendig ist, so braucht trotzdem kein genetischer Kausalzusammenhang zwischen beiden zu existieren.

Die angeführten Thatsachen würden also somit, selbst wenn alle absolut sicher begründet wären, gar nichts gegen die Abhängigkeit der Muskelentstehung von den hinteren Nervenwurzeln beweisen. Dagegen würde hier eher ins Gewicht fallen, falls aus den Thatsachen hervorginge, dass den hinteren, sensiblen Wurzeln der Spinalnerven überhaupt kein Anteil an der Erhaltung des Muskelsystems zukomme. Denn wenn die sensiblen Nerven überhaupt keinen Einfluss auf die ausgebildeten Muskeln haben, so könnte man mit Recht gegen eine formative Beziehung beider während der Ontogenese gewisse Zweifel hegen, ohne dass man freilich hierdurch schon die Ansicht von einem solchen Kausalzusammenhange für widerlegt ansehen dürfte.

Da wird man nun auf die Durchschneidungsversuche an „motorischen“ Nerven hinweisen und behaupten, dass diese ja zeigen, dass für die Erhaltung der Muskeln nur die motorischen Nerven notwendig sind.

Sehen wir uns aber in der Litteratur genauer um, so finden wir, dass die meisten Versuche an dem Nervus ischiadicus, also an einem gemischten Nerven, angestellt worden sind, so dass man keineswegs mit Bestimmtheit behaupten kann, die an den Muskeln durch Operation herbeigeführten Veränderungen seien nur auf Rechnung des fehlenden Einflusses der motorischen Fasern zu setzen. Dieser Einwand erstreckt sich auf die Durchschneidungsversuche Mantegazzas[1]) am Ischiadicus und Cruralis von Hunden, Kaninchen und Meerschweinchen, auf die Quetschungsversuche Erb's am Ischiadicus von Fröschen und Kaninchen, auf den von Vulpian beschriebenen Fall eines Beines einer Frau mit künstlichem Ischiadicus-Defekt und schließlich auch auf die neueren Versuche von Krauß am gleichen Nerv von Kaninchen und wahrscheinlich auf die Experimente noch

[1]) Litteraturangaben bei Friedreich, pag. 148.

manch' anderen Forschers, die mir bei Durchsicht der Litteratur entgangen sind.

Es giebt nun aber Versuche, bei denen sogenannt reine Bewegungsnerven durchschnitten wurden; sie rühren von Vulpian her und wurden an Hunden angestellt. Vulpian durchschnitt denselben entweder gleichzeitig den Lingualis und Hypoglossus einer Seite oder nur einen dieser beiden Nerven. Es ergab sich hierbei, dass die alleinige Durchschneidung der Lingualis wenigstens bis zu 54 Tagen nach der Operation keine bemerkenswerte Atrophie der Zungenmuskulatur zur Folge hatte, während eine solche eintrat, wenn der Lingualis mit dem Hypoglossus oder letzterer allein durchschnitten worden war. Auch gegen diese Versuche kann aber verschiedenes eingewandt werden. Zunächst ist nämlich zu konstatieren, dass nach den allbekannten Folgen des Funktionsfortfalls eine gewisse Abnahme der Zungenmuskulatur an Zahl und Dimension ihrer Teile erwartet werden muss. Sodann ist aber hierzu zu bemerken, dass vielleicht die eingetretenen Folgen der Nervendurchschneidung gar nicht einmal ganz auf Rechnung der Funktionsunfähigkeit zu kommen brauchen, da der Hypoglossus gar nicht ein so ganz reiner Bewegungsnerv ist. Er erhält nämlich sensible Fasern aus dem ersten Cervikalnerven, welche die Zunge nach Durchschneidung des Trigeminus und Glossopharyngeus noch etwas empfindlich sein lassen.[1])

Zu den neueren Versuchen von Hürthle, der den Bewegungsnerven der Gesichtsmuskulatur bei Kaninchen durchschnitt, kann man gleichfalls bemerken, dass eine gewisse Atrophie der Gesichtsmuskulatur wegen Kontraktionsunfähigkeit erklärlich sei, ob aber durch die Operation ein vollständiger Muskelschwund herbeigeführt worden ist, kann man aus der kurzen Mitteilung Hürthle's nicht ersehen, so dass hierfür immer noch der Fortfall der sensiblen Fasern erforderlich sein könnte.

Gerade auf die Gesichtsmuskulatur ist der Einfluss sensibler Nervenfasern vor langer Zeit von Longet behauptet worden. Dieser Forscher konnte nämlich noch 12 Wochen nach der Facialis-Durchschneidung die Gesichtsmuskeln durch direkte Reizung zur Kontraktion bringen, während nach Durchschneidung der sensiblen Nervenstämme die Muskelreizbarkeit bereits nach 6 Wochen sehr merklich vermindert worden war. Longet zieht hieraus den Schluss, dass die sensiblen Nerven für die Erhaltung der Reizbarkeit der Muskeln notwendig seien; die Art und Weise aber, wie er diese Beeinflussung zu erklären versucht, kann man nicht mehr für genügend und richtig ansehen. Auch Philipeaux und Vulpian

---

[1]) Hermann 2, pag. 439.

konnten das Erhaltenbleiben der Kontraktilität nach Durchschneidung motorischer Nerven noch nach Monaten und Brown-Séquard und Martin-Magron sogar nach Jahren noch beobachten.[1])

Diese Thatsachen, welche mir nicht die gebührende Beachtung gefunden zu haben scheinen, lassen entschieden die Vermutung aufkommen, dass auch den sensiblen Nervenfasern eine Rolle bei der Erhaltung der Muskulatur zukommt. Es steigen einem aber sofort wieder — wenigstens auf den ersten Blick hin — Zweifel auf, wenn man das Resultat der Couty'schen Versuche bei Fröschen kennen lernt, welche direkt daraufhin angestellt wurden, einen eventuellen Einfluss der hinteren Wurzeln auf die Muskulatur nachzuweisen. Dieses Resultat war nämlich negativ, da von mehr als 40 Experimenten nur in drei Fällen Veränderungen an Gelenken und Knochen beobachtet wurden, sonst aber keine nachteiligen Folgen, besonders nicht auf die Muskulatur, konstatiert werden konnten. Sehen wir aber zu, wo Couty eigentlich die hinteren Wurzeln durchschnitten hat, so erfahren wir, dass dies zwischen den Spinalganglien und der Medulla geschehen ist, so dass also die sensiblen Fasern, welche aus den Ganglien entspringen, gar nicht ausgeschaltet waren. Die Versuche beweisen also für oder gegen die Annahme eines formerhaltenden Einflusses der sensiblen Nerven absolut nichts. Dieses scheint Couty selbst gemerkt zu haben, denn er führt die drei Fälle, wo sich ein gewisser Einfluss der hinteren Wurzeln bemerkbar zu machen schien, auf Verletzung der Spinalganglien zurück und erwähnt, dass von Baerensprung, Ollivier und Charcot „trophische“ Störungen nach Verletzungen der Spinalganglien, einer von ihnen ataktische Arthropathie, bemerkt haben.[2])

Lassen sich somit die Couty'schen Befunde sehr wohl mit der Vermutung einer Beeinflussung der ausgebildeten Muskulatur durch sensible Nervenfasern vereinigen, so scheinen allem, was man von der Abhängigkeit der Muskeln vom Nervensystem weiß, die eigentümlichen Angaben Kirby's zu widersprechen. Derselbe studierte die Regeneration der quergestreiften Muskulatur bei Kaninchen, die er an normal innervierten und an solchen Wadenmuskeln untersuchte, denen 5—10 Tage vor der Operation der Ischiadicus durchschnitten worden war. An demselben Versuchsobjekt ist nun aber durch zahlreiche Versuche verschiedener Forscher nach Durchschneidung desselben Nerven Atrophie der Muskeln konstatiert worden, Kirby aber beobachtete Regeneration derselben. Da dürfte denn doch

[1]) Vergl. Vulpian (2 pag. 573) und Hermann in Hermann's Handbuch Bd. 1a, pag. 138 u. 139.

[2]) Couty giebt leider keine Quellenangaben, doch wird man hier mit den Litteraturnachweisen bei Friedreich weiter kommen.

wohl einige Skepsis und eine kritische Betrachtung seiner Versuche am Platze sein.

Kirby brachte die Verletzungen an den Wadenmuskeln seiner Versuchskaninchen derartig an, dass er sie mit einem Seidenfaden umschnürte, wodurch also eine Quetschwunde erzielt wurde. Es handelt sich demnach bei der „Regeneration“ nur um einen Ausgleich der letzteren, nicht aber um die Wiedererzeugung eines ganzen Muskels. Wenn trotz der Nervendurchschneidung an den gequetschten Muskeln „Regeneration“ wirklich eintrat, so hat dies deshalb sehr wenig zu bedeuten; denn da nach Nervendurchschneidung die Muskeldegeneration erst nach Wochen deutlich bemerkbar wird, so ist die Möglichkeit vorhanden, dass in dieser Latenzzeit vor Beginn der degenerativen Wirkung der Nervendurchschneidung noch kleinere Verwundungen ausgebessert werden können. Freilich scheint mir dieses von Kirby noch nicht einmal sicher bewiesen zu sein, denn seine Resultate lassen den Einwand zu, dass die von ihm als regeneriert bezeichneten Muskeln überhaupt nicht stark verletzt worden waren. Die Berechtigung zu diesem Einwand bietet die Thatsache der großen individuellen Verschiedenheit der untersuchten Muskeln, welche es mit sich bringt, dass letztere keine kontinuierliche Reihe vom abnormen Zustand zum normalen Verhalten bilden. Es ist nicht ausgeschlossen, dass Kirby bei weiteren Untersuchungen über den sechzigsten Tag hinaus dann vielleicht wieder auf Muskeln gestoßen wäre, welche die Folgen der Verletzung wieder deutlicher erkennen ließen. Nicht ausgeschlossen ist dieses einmal wegen der großen individuellen Verschiedenheit der gequetschten Muskeln und sodann deswegen, weil sich eventuell dann die Folgen der degenerativen Wirkung der Nervendurchschneidung bemerkbar gemacht haben würden.

Die Arbeit Kirby's ist also nicht imstande, die Thatsache der Abhängigkeit der Muskeln von den Nerven irgendwie zu erschüttern. Ebenso wenig können wir aber auch z. Z. als bewiesen ansehen, dass für die Erhaltung der Muskeln nur die motorischen Nerven, nicht aber die aus den Spinalganglien stammenden Fasern von Wichtigkeit sind.

Ich kann den Abschnitt über die Abhängigkeit der Entstehung der Muskeln von den aus den Spinalganglien stammenden Fasern nicht besser als mit dem Hinweis auf eine vorläufige Mitteilung Gustav Wolff's schließen, die demnächst erscheinen wird, mir aber schon vorher von dem Autor gütigst übermittelt worden war.

„Zerstört man das Lendenmark eines Triton, indem man den Inhalt des Wirbelkanals auskratzt, so regeneriert sich zwar trotzdem die abgeschnittene hintere Extremität, obwohl sie dauernd ge-

lähmt und anästhetisch bleibt. Bei dieser Operation ist natürlich nicht jede Verbindung mit nervösen Centren zerstört. Hebt man diese völlig auf, so erfolgt keine Regeneration, und eine bereits eingeleitete Regeneration schreitet nicht weiter.“ Mit der völligen Aufhebung der Verbindung mit nervösen Centren ist gemeint, dass nicht nur das Rückenmark, sondern auch die Spinalganglien zerstört worden sind. Letzteren würde also ein formativer Einfluss auf die Ausbildung des Regenerats von Tritonenextremitäten zukommen.

Es ist klar, dass dieses Resultat gewisse Berührungspunkte mit demjenigen hat, zu dem wir bei unseren Erörterungen über die Abhängigkeit der Entstehung der willkürlichen Muskulatur von den Nerven gekommen sind. Trotz alledem sind beide Resultate nicht identisch und keines als beweisende Stütze für das andere zu benutzen. Erstens nämlich beziehen sich die Angaben Wolff's auf „Regeneration“ und nicht auf ontogenetische Entwicklung, und sind die Resultate im einen Fall nicht ohne weiteres im andern anwendbar, wie ja Wolff selbst durch seine Untersuchungen über die Regeneration der Linse des Wirbeltierauges gezeigt hat. Sodann ist aber das spezielle Resultat in beiden Fällen gar nicht so ganz identisch. Denn es geht zwar hier wie dort die formative Beeinflussung von den Spinalganglien allem Anscheine nach aus, aber bei den Tritonen ist die Regeneration des ganzen Beines von der Anwesenheit der betreffenden Ganglien resp. der von ihnen ausgehenden Nervenfasern abhängig, während bei den von Alessandrini und Weber beschriebenen Missbildungen in den sonst vollständig entwickelten Extremitäten nur die Muskeln fehlten.

---

4. Die Entstehungsursache der Linse des Wirbeltierauges.

Es ist bekannt, dass das Wirbeltierauge nicht aus einer einzigen Anlage, sondern aus mehreren hervorgeht, die sich sekundär zu einem einheitlichen Gebilde vereinigen. Sehen wir von den Teilen mesenchymalen Ursprungs ab, so sind es zwei differente Anlagen, welche zum Aufbau der Sehorgane notwendig sind. Die eine wird repräsentiert durch die Augenblasen, welche seitliche Ausstülpungen des primären Vorderhirnes darstellen, und die zweite durch die Linsensäckchen, welche sich vom äußeren Keimblatte her einstülpen.

Zur Entstehung der Augen ist also die Vereinigung der beiden Anlagen differenten Ursprunges nötig. Wie geschieht diese? Ist dieselbe so gesichert, dass die Augenblasen immer unter einem ganz bestimmten Winkel vom Vorderhirn entspringen, und die Linsensäckchen von den ersteren unabhängig an Orten entstehen, die durch Abstände vom Vorderende und von der medianen Längsebene des

Embryo derart genau bestimmt sind, dass die Augenblasen mit Notwendigkeit an die betreffenden Stellen treffen müssen, oder spielen hierbei ganz andere Verhältnisse eine Rolle?

Wir wollen sehen, ob uns schon die einfache Beobachtung des normalen Entwicklungsganges einen Anhaltepunkt zur Entscheidung dieser Frage liefert.

Hierbei stellt sich heraus, dass die Linse nicht eher entsteht, als bis die Augenblase mit dem Ektoderm in innige Berührung gekommen ist. Unter den höheren Wirbeltieren ist kein einziges Beispiel bekannt, wo die Linsenbildung bereits ihren Anfang nimmt, bevor diese enge Anlagerung der beiden Teile aneinander zu Stande gekommen ist.

Diese Thatsache hat mich auf den Gedanken gebracht, die Ursache für die Entstehung der Linse in einem formativen Reize zu suchen, der von dem freien Ende der Augenblase auf die Berührungsstelle mit dem Ektoderm ausgeübt wird. Gleichwie die Keimschläuche von Cuscuta da, wo sie mit der Wirtspflanze in Berührung kommen, Haustorien entwickeln, so produziert das Ektoderm des Wirbeltierembryo da, wo es mit dem freien Ende der Augenblasen in Berührung kommt, jene Einstülpungen, aus denen die Linsen hervorgehen. Könnte man auf künstlichem Wege jede der zwei Augenblasen in zwei Teile spalten oder gleich von vornherein die Entstehung von vier Augenblasen aus dem Vorderhirn veranlassen, so würde also nach meiner Hypothese, falls sich alle vier Blasen dem Ektoderm anlegen, dadurch zugleich die Bildung von vier Linsen ausgelöst werden.

Offenbar liefert nun aber diese eine Thatsache der Linsenbildung nach der Berührung der betreffenden Ektodermstellen von den freien Enden der Augenblasen zur Begründung meiner Hypothese nur eine sehr unvollkommene Stütze. Ich werde deshalb im folgenden dieselbe durch weitere Beweise zu begründen versuchen. Einer derselben scheint mir durch jene Art von Missbildung in die Hand gegeben zu werden, welche durch den Besitz eines einzigen in der Medianebene des Gesichts gelegenen Auges charakterisiert ist und deshalb Cyklopie genannt wird.

In den typischen Fällen ist das mediane Auge dieser Cyklopen-Monstra genau wie ein normales gebaut, es besitzt einen runden Bulbus, eine runde Pupille und eine Linse, welche ebenfalls einheitlich gebildet ist. Häufig tritt jedoch — auch wenn das Auge noch einheitlich ist[1]) — die Andeutung einer Verschmelzung von zwei einzelnen Augen mehr oder weniger auffallend hervor; Pupille und Linse scheinen in solchen Fällen nach den Seiten etwas ausgezogen

[1]) Vergl. Fig. 198 bei Guinard (pag. 396).

zu sein[1]) und Hand in Hand damit weist der Augenbulbus anstatt eines kreisrunden einen mehr elliptischen Umriss auf. Diese Form mit angedeuteter Trennung des einheitlichen Auges in zwei leitet zu jenen über, wo die Augen zwar getrennt sind, aber noch dicht bei einander und häufig sogar in einer gemeinsamen Augenhöhle liegen. Bei einer dritten Kategorie liegen endlich die beiden Augen etwas weiter von einander entfernt, so dass hiermit der Übergang von der wirklichen Cyklopie zum normalen Verhalten gegeben ist.

Man glaubte infolge dieses Sachverhaltes früher (Js. Geoffroy Saint-Hilaire),[2]) dass die beiden Augen anfangs getrennt angelegt werden und erst später infolge größerer oder geringerer Verkümmerung der Nase[3]) mehr oder weniger weitgehend verschmelzen. Dareste (pag. 373—383) zeigte jedoch an jungen Entwicklungsstadien der Cyklopen-Monstra, dass infolge rudimentärer Ausbildung der Vorderhirnblase, welche wiederum auf einen frühzeitigen Schluss des Nervenrohres zurückzuführen ist, gleich von vornherein eine einheitliche Augenblase angelegt wird. Nach seinen Angaben sollen die retinabildenden Zellengruppen anfangs in der Medianebene des Neuralrohres dicht beieinander liegen und erst beim Wachstum der Hirnblase in die Breite von einander getrennt werden, bis sie schließlich die beiden Seiten der Hirnwand einnehmen. Wird diese Trennung der beiden Zellgruppen durch Hemmung des Wachstums der primären Vorderhirnblase früher oder später sistiert, so muß bei der Weiterentwicklung notgedrungen entweder eine einzige Augenblase entstehen, die eventuell bereits an ihrem elliptischen

---

[1]) Vergl. Fig. 195 u. 199 bei Guinard (pag. 391 u. 399).

[2]) cf. Dareste (pag. 373).

[3]) Nebenbei sei bemerkt, dass die Nase bei den Cyklopen-Monstra überhaupt wegfällt oder sich ihr häutiger Teil oberhalb des Auges als rüsselartige Hervorragung anlegt. Der knöcherne Teil fehlt bei vollkommener Cyklopie ganz und gar. Dasselbe ist mit dem Zwischenkiefer der Fall, dessen Fehlen selbstverständlich eine abnorme Ausbildung des Oberkiefers und weiter eine solche des Mundes und der Mundhöhle herbeiführt. Alle diese Missbildungen hängen also von der Bildung eines medianen Stirnauges ab, und die normale Entwickelung der betreffenden Teile ist also an eine solche des Augenapparates gebunden. Man wird infolgedessen vielleicht geneigt sein, die Bildung eines rüsselförmigen Nasenfortsatzes als eine Korrelationserscheinung der Cyklopie aufzufassen; das ist es aber gerade, wovor ich hier warnen möchte. Mir scheinen nämlich in den erwähnten Begleiterscheinungen der Cyklopie nur Massenverschiebungen, die man mit Roux (4) als Massenkorrelationen bezeichnen könnte, vorzuliegen. Um eine Korrelationserscheinung in meinem strengen Sinne (5, pag. 722) handelt es sich dagegen nur dann, wenn ein Teil des Organismus auf direktem Wege die quantitative oder qualitative Ausbildung eines anderen auslöst. Ich habe früher im ersten Teile dieser Studie über die formativen Reize eine Aufklärung des Korrelationsbegriffes unternommen, da ich sah, dass man gewöhnlich die heterogensten Dinge, welche die verschiedenste kausale Wertigkeit haben, mit diesem Worte zusammenfasst.

Umriss eine Trennung in zwei verraten kann, oder es müssen sich zwei Augenblasen entwickeln, welche einander mehr oder weniger genähert sind.

Welches Licht werfen nun diese Befunde auf unsere Hypothese von der kausalen Beziehung zwischen Augenblase und Linsenbildung?

Entstünden Linse und Augenbecher vollkommen unabhängig von einander, so müssten in den Fällen, wo eine einzige mediane Augenblase entsteht, rechts und links von derselben die beiden Linsen entstehen. Dies ist nun aber nicht der Fall; vielmehr wird auch hier, wo die Augenblase eine ganz andere Lage als normaler Weise einnimmt, die Linse an der Berührungsstelle der letzteren mit dem Ektoderm gebildet. Dasselbe geschieht, wenn die beiden Augenblasen zwar getrennt, aber doch noch abnorm gelagert und einander mehr oder weniger genähert sind.

Es scheint nach diesen Thatsachen fast, als wäre unsere Ansicht von der formativen Reizwirkung der Augenblasen auf das Körperepithel an den Berührungsstellen überhaupt keine Hypothese mehr, sondern zur gesicherten Thatsache geworden. Obgleich ich nun zwar selbst meine Hypothese für sehr wahrscheinlich halte, so bin ich doch weit entfernt, sie schon jetzt als eine ausgemachte Thatsache anzusehen. Es ist nämlich auch durch das Vorkommen der Cyclopenaugen noch nicht die Möglichkeit ausgeschlossen, dass, wie nach Angabe Dareste's die retinabildenden Zellengruppen anfangs in der Mitte der Vorderseite der primären Vorderhirnblase dicht bei einander liegen und erst durch das Indiebreitewachsen der letzteren von einander getrennt werden, so auch das Material für beide Linsen anfangs eine einheitliche in der Medianebene gelegene Platte bildet und erst sekundär in zwei Anlagen getrennt wird. Würden diese beiden Linsenbildungsherde durch das Wachstum der zwischen ihnen liegenden Elemente in relativ derselben Geschwindigkeit nach den Seiten des Kopfes zu befördert wie das Retinamaterial, so könnten, würde in einem gewissen Momente durch irgend einen Anstoß zu gleicher Zeit sowohl die weitere Trennung der retinabildenden, wie der linsenbildenden Territorien sistiert, beide Anlagen doch ohne direkte kausale Abhängigkeit von einander ein einheitliches Organ bilden. Würde diese noch offenstehende Möglichkeit das Richtige treffen, so müsste anstelle der direkten kausalen Beziehung zwischen der Berührung des Ektoderms durch die Augenblasen und der Bildung der Linsen entweder eine solche zwischen dem Wachstum der Hirnblase und der äußeren Körperbedeckung bestehen, oder es müssten letztere beiden Prozesse von einem dritten Faktor abhängen. Hierzu müsste ferner noch eine genau bestimmte anfängliche Lagebeziehung der retina- und linsenbildenden Zellen-

gruppen zu einander kommen; denn nur dann, wenn der ursprüngliche Lageort dieser Gruppen genau fixiert ist, ist bei relativ gleich raschem Auseinanderrücken derselben nach den Seiten des Körpers eine relativ gleiche Lagebeziehung zwischen ihnen auf jedem beliebigen Entwicklungsstadium möglich.

Man sieht hieraus, dass die Verhältnisse nicht gerade vereinfacht werden, wenn man die Thatsache, dass auch bei der Verlagerung der Augen nach der Medianebene oder bei der Entstehung eines einzigen Cyklopenauges die Linsen stets an den richtigen Orten gebildet werden, mit einer anderen Annahme als der meinigen vereinigen will.

Noch mehr zu Gunsten der letzteren und zu Ungunsten der ersteren wird nun aber die Sachlage durch folgende Thatsachen verschoben:

Nach den Untersuchungen von Dareste (pag. 366—73) wird durch einen sehr frühzeitigen Verschluss der Vorderhirnblase das Stehenbleiben der letzteren auf einem sehr rudimentären Entwicklungsstadium bewirkt. Diese mangelhafte Ausbildung des Vorderhirnes, der sich eine solche des Mittel- und Hinterhirnes und des ganzen Kopfes zugesellt, hat das Unterbleiben der Bildung der Großhirnhemisphären und der Augenblasen zur Folge.[1]) Würden sich nun die Linsen ganz unabhängig von den letzteren entwickeln, so wäre zu erwarten, dass sich trotz des Fehlens der Augenblasen doch wenigstens die Linsen bilden sollten. Da dieses nun aber nach der Darstellung Dareste's, in der sich kein Wort über die unabhängige Entstehung der Linsensäckchen vorfindet, nicht geschieht, so scheinen wir im Rechte zu sein, wenn wir die Augenblasen auf die Berührungsstellen mit dem Ektoderm einen formativen Reiz ausüben lassen, der die Bildung der Linsen zur Folge hat.

Der kritische Leser wird hierauf vielleicht entgegnen, dass die abnormen Bedingungen, welche Dareste zur Züchtung seiner Monstra verwendet hat, sowohl die Bildungsursache für die Augenblasen wie jene zweite für die Linsen unterdrückt hätten, und dass somit doch keine direkte kausale Beziehung zwischen den betreffenden Bildungsprozessen zu bestehen brauche. Da bei der Triocephalie in der That verschiedene Entwicklungsvorgänge zu gleicher Zeit affiziert werden, so müssen wir in der That die Berechtigung dieses

[1]) Die bestimmte Art von Missbildung, auf welche oben Bezug genommen ist, wird mit dem Namen Triocephalie bezeichnet. Abgesehen vom Fehlen der Großhirnhemisphären und der Augen und von der rudimentären Ausbildung des ganzen Kopfes ist dieselbe durch die ventrale Näherung resp. gänzliche Verschmelzung der Gehörorgane charakterisiert. cf. Dareste l. c. und Guinard, pag. 394.

Einwandes anerkennen. Abschwächen können wir ihn jedoch durch eine andere Art von Missbildung, welche sich äußerlich durch kein anderes Charakteristikum als durch das Fehlen der Augen von der Norm auszeichnet.

Ein klassisches Beispiel für eine derartige Missbildung teilt Guinard in seinem Précis de tératologie pag. 162 mit. Seine Beobachtungen beziehen sich auf ein Meerschweinchen, das, abgesehen von vollkommener Anopsie, keine andere Bildungsabweichung zeigte, vielmehr vollkommen gesund und kräftig war und mit isolierten Weibchen zahlreiche Junge erzeugte, von denen sechs die gleiche Eigenschaft wie der Vater aufwiesen (!). Letzterer wurde nach seinem Tode einer genauen anatomischen Untersuchung unterzogen, bei der sich folgendes herausstellte: In den ausgebildeten Augenhöhlen, welche mit Lidern versehen waren, fand sich nicht die geringste Spur des Augenbulbus vor. Von den beiden Sehnerven war auch in der Schädelhöhle keine Spur vorhanden, und die Löcher, durch welche dieselben an die Augen herantreten, waren verschlossen. Im Gehirn war, abgesehen vom Fehlen der Optici, eine augenfällige Atrophie des vorderen Teiles der Vierhügel zu konstatieren.

Auch beim Menschen sind einige wenige Fälle von Anophthalmie ohne namhafte andere Bildungsabweichungen beobachtet worden. Der am besten untersuchte von diesen ist nach den Mitteilungen Guinard's der von Laforgue beobachtete Fall, welcher sich eng an die erwähnten Befunde bei dem augenlosen Meerschweinchen anschließt. Abgesehen von den beiden Augen fehlten nämlich die Nervi optici vollständig, und am Gehirn war außerdem — ganz wie im oben erwähnten Falle — eine Atrophie des oberen Teiles der Vierhügel zu bemerken.

Diese auffallende Übereinstimmung der Befunde bei so verschiedenen Vertretern der Säugetiere scheint mir direkt zu dem Schlusse zu drängen, dass zwischen den beobachteten Missbildungen an den sonst normalen Individuen ein kausales Verhältnis besteht, dass also die Entwicklung des ektodermalen Teiles der Augen von der Berührung der betreffenden Stellen des äußeren Körperepithels durch die Augenblasen abhängig ist.

Durch Dareste (l. c. pag. 321 u. 381) sind nun aber einige Fälle von Missbildungen beobachtet worden, wo es zwar zur Bildung des sekundären Augenbechers mit Retina- und Pigmentschicht kam, die Entwicklung der Linse und des Glaskörpers dagegen unterblieb, so dass das ganze Auge wie ein schwarzer Pigmentfleck erschien. Da auf diese Fälle nur nebenbei hingewiesen wird, so vermisst man leider die Angabe, ob die Augenblasen sich hierbei ebenfalls

wie normalerweise eng an das Ektoderm angelegt haben oder ob die Berührung unterblieben und deshalb die Linsenbildung unterdrückt worden ist. Ich könnte infolgedessen einfach diese Missbildungen beiseite lassen und ihre Auslegung auf später verschieben, wenn mehr über sie bekannt sein wird, will dies aber doch nicht thun, sondern, um meine Hypothese scharf zu prüfen, einmal annehmen, dass sich in den erwähnten Fällen die Augenblasen in der That an das Ektoderm angelegt haben. Beweisen dann diese Vorkommnisse irgend etwas gegen die Richtigkeit meiner Hypothese? Offenbar nicht; denn wenn auch in der Berührung die Ursache für die Linsenbildung in den betreffenden Fällen vorhanden war, so brauchte doch nicht die Folgeerscheinung ins Leben zu treten. Damit letzteres eintritt, ist nämlich abgesehen vom Vorhandensein des formativen Reizes dies eine nötig, dass das Ektoderm auch die Fähigkeit hat, auf den Anstoß des ersteren zu reagieren. Diese Reaktionsfähigkeit kann aber infolge der abnormen Bedingungen, denen Dareste seine Hühnerembryonen ausgesetzt hat, verloren gegangen sein. Da die linsenlosen Augenbecher im Verein mit anderen Missbildungen, z. B. mit Cyklopie und Exencephalie, d. h. dann, wenn die Großhirnhemisphären außerhalb der eigentlichen Schädelhöhle zu liegen gekommen waren, beobachtet wurden, so ist die Berechtigung meines Gegeneinwurfes unbedingt anzuerkennen. Die linsenlosen Augen beweisen also gegen meine Hypothese nicht das geringste, eines aber widerlegen sie — nebenbei bemerkt — strikte, nämlich, dass die Entstehung des Augenbechers eine Massenkorrelation sei, d. h. dass die Einstülpung der Augenblase einfach mechanisch durch das Hineinwachsen des Linsensäckchens verursacht werde.

Ich habe mich bemüht, auf den vorhergehenden Seiten mit möglichst großer Unparteilichkeit das Für und Wider meiner Hypothese zu erörtern. Wie der aufmerksame Leser bereits bemerkt haben wird, zerfällt dieselbe eigentlich in zwei Teile, von denen bei Unrichtigkeit des einen doch immer noch der andere seine Gültigkeit behalten kann. Von diesen beiden Teilen besteht der erste in der Annahme, dass es im Ektoderm des Kopfabschnittes keine Zellengruppen giebt, welche durch weiter in der Entwicklung zurückliegende Ursachen bereits vor dem Anlegen der Augenblasen an das Ektoderm zur Linsenbildung determiniert worden sind, der zweite Teil dagegen gipfelt darin, dass die Linsenbildungsmechanismen nur durch den Berührungsreiz der Augenblasen in Thätigkeit gesetzt werden können. Es liegt auf der Hand, dass diese letztere Annahme, auf die allein es uns wegen unseres antideterministischen Standpunktes allerdings nicht ankommt, doch richtig sein kann, auch wenn bestimmte Stellen

des Ektoderms zur Lieferung der Linsen vorgesehen sind. Widerlegt wird aber auch dieser Teil, wenn einmal beobachtet wird, dass eine Linse an einer ganz anderen Stelle als jener entsteht, mit welcher die Augenblase in Berührung gekommen ist, während auf der anderen Seite die Hypothese in ihrer Gesamtheit, was für uns das einzig wesentliche ist, dann vollständig bewiesen wäre, könnte man es auf künstlichem Wege zur Teilung jeder der beiden Augenblasen in je zwei und somit zur Entstehung von vier Linsen und vier Augen[1]) bringen.

Ich hatte diesen letzteren Satz bereits vor Jahren niedergeschrieben, als die ausführliche Arbeit Born's über seine Verwachsungsversuche noch nicht erschienen war. In derselben findet sich nun (pag. 390) die Beschreibung eines Versuches vor, dessen Bedingungen ungefähr — aber leider nicht ganz — jenen entsprechen, die ich eben zur Entscheidung der Frage nach der formativen Wirkung der sekundären Augenblasen für notwendig erklärt habe.

„Eine noch junge Larve von Rana esculenta wurde auf der Seite liegend der Länge nach so gespalten (also durch einen frontalen Schnitt), dass die beiden Teilstücke am hinteren Ende des Schnittes am Bauche nur noch durch eine ganz schmale Hautbrücke zusammenhingen.“ Hierauf wurden die beiden Hälften wieder aneinander gepasst und zum Zusammenheilen gebracht, was nie ganz in der ursprünglichen, normalen Lage möglich ist. Nach vierzehn Tagen wurde die Larve konserviert und einer Untersuchung unterzogen, welche folgendes ergab: „Der Schnitt ging am Kopfe auf der rechten Seite unter der Augenanlage hinweg; dieselbe hat sich einfach und regelmäßig entwickelt. Anders auf der linken Seite, wo der Schnitt offenbar die Augenanlage getroffen hat. Hier ist der noch hohle Augenblasenstiel ebenso wie die äußere Schicht der

[1]) In meiner theoretischen Schrift über die Bedeutung der Richtungsreize (4) habe ich es wahrscheinlich gemacht, dass die Entstehung der Hüllen mesenchymalen Ursprungs um die Augenbecher von Richtungsreizen abhängig ist, welche von den Wänden der letzteren auf die umliegenden Zellen ausgeübt werden. — Unabhängig von den Augenbulbis scheinen dagegen die Augenhöhlen zu entstehen. Die oben erwähnten Fälle von Anophthalmie scheinen mir dies zu beweisen, obgleich solche Fälle von Cyklopie, wo ein einziges medianes Auge in einer Augenhöhle liegt, anfangs für das Gegenteil zu sprechen scheinen. Jene Beispiele von unechter Cyklopie weisen dagegen ebenfalls auf die kausale Unabhängigkeit der Augenhöhlen von den Bulbis hin, denn es liegen in solchen Fällen zwei einander genäherte Augen in einer Höhle, während sich bei kausaler Abhängigkeit beider Bildungen auch zwei einander genäherte Orbita vorfinden müßten. Die eine Augenhöhle muß also sowohl bei unechter wie bei echter Cyklopie auf einem anderen Wege als durch direkte kausale Abhängigkeit vom Augenbulbus zu stande kommen.

sekundären Augenblase (das Retinalpigment) einfach. In dem Kugelabschnitt, welchen letztere darstellt, finden sich aber nun hinter einander und zugleich etwas über einander zwei von der inneren Schicht der sekundären Augenblase (der Retinalschicht) gebildete Becher, die an der Berührungsstelle miteinander verwachsen sind, und von denen jeder eine kleine kugelige Linse umschließt." Born fasst diese Thatsache im Sinne der Mosaiktheorie auf, indem er annimmt, dass durch den Schnitt auch die Linsenanlage oder vielmehr jene Epidermisstelle, von der die Linsenbildung ausgeht, entsprechend der Teilung der Augenblase in zwei Teile zerlegt worden sei, so dass also jeder der beiden Becher der Retinalschicht eine besondere Linse erhalten konnte. Ich möchte den Fall jedoch so auslegen, dass deshalb zwei Linsen gebildet worden sind, weil wegen des Vorhandenseins zweier Retinalbecher zwei formative Reizquellen gegeben waren. Die Thatsache, dass die Augen bei Larven von Rana esculenta von etwas über 3 mm Länge, wie sie von Born zu seinem Versuch verwendet worden waren, noch im Stadium der primären Augenblasen stehen, und dass von einer Linsenanlage noch keine Rede ist, spricht entschieden für meine Auslegung, wenn auch ein zwingender Beweis für ihre Richtigkeit zur Zeit nicht vorliegt. Zur Ermöglichung eines solchen wäre es nötig gewesen, dass der Schnitt zwar die Augenblasen, aber nicht zugleich auch die Epidermis, welche die Linsen liefert, zerteilt hätte. Auch durch Transplantation von Hautstücken anderer Körpergegenden an die Seiten des Kopfes, welche mit den Augenblasen in Beziehung treten, könnte man entscheiden, ob die Potenzen zur Linsenbildung auf zwei bestimmte Epidermisstellen beschränkt oder auf die ganze Haut verteilt sind und durch das Anlegen der Augenblasen aktualisiert werden.

Um welche Art von formativem Reiz handelt es sich nun aber beim Anlegen der Augenblasen an das Ektoderm? Ich habe bis jetzt immer schlechtweg von einem „Berührungsreiz" gesprochen. Mit einer einfachen Thigmomorphose, wie ich sie in meiner ersten Schrift über formative Reize (pag. 736) beschrieben habe, möchte ich aber die Linsenbildung nicht ohne weiteres identifizieren; ich bin vielmehr überzeugt, dass die einfache Berührung zur Auslösung der Reaktion nicht hinreicht, sondern dass eine bestimmte Beschaffenheit des berührenden Körpers hinzukommen muss. Aus den Untersuchungen Rabl's geht nämlich hervor, dass z. B. bei Lacerta agilis die Augenblasen das Ektoderm noch auf eine ziemliche Entfernung von der Linsenanlage berühren können, und dass die berührten Stellen des äußeren Blattes trotzdem nicht an der Linsenbildung teilnehmen. Ich schließe hieraus, dass zur Aus-

lösung der letzteren weder die äußere Schicht des Augenbechers noch sein Umschlagsrand in die Retinalschicht, sondern einzig und allein letztere befähigt ist. Da nun aber der Retinalschicht in augenfälliger Weise eine spezifische Beschaffenheit zukommt, so ist klar, dass wir es bei der Linsenbildung des Wirbeltierauges mit einer einfachen Thigmomorphose nicht zu thun haben, wohl aber höchst wahrscheinlich mit einer spezifischen, denn dass die Berührung überhaupt keine Rolle dabei spielt, ist doch wohl angesichts der entwicklungsgeschichtlichen Thatsache ausgeschlossen, dass sich die Augenblasen so dicht dem Ektoderm anlegen, dass anfänglich keinerlei Zellen zwischen beiden angetroffen werden können (Rabl).

Am Schlusse dieses Abschnittes über die formative Reizwirkung der Retinalschicht der Augenblasen auf die Berührungsstellen mit dem Ektoderm angelangt, muss ich noch auf einige ahnungsvolle Äußerungen Ernst Heinrich Weber's hinweisen, obwohl mir dieselben erst fünf Jahre nach Niederchrift des größten Teiles vorstehenden Abschnittes bekannt geworden sind, mich in meinen Gedankengängen somit nicht im geringsten beeinflusst haben. Weber sagt nämlich im Anschluss an seinen Nachweis der Abhängigkeit der Muskelentstehung von den Nerven folgendes: „Man kann sich vielleicht die Abhängigkeit der Bildung der Fleischfasern von der der Nerven in der Art denken, wie die Bildung der Augen von der des Sehnerven. Wird der Sehnerv gehindert, aus dem Gehirn hervorzuwachsen, so bilden sich beide Augen nicht, weil der Sehnerv die erste Grundlage ist, auf welcher der Bau des Auges ausgeführt wird. Wird der anfangs einfache Sehnerv gehindert, sich in zwei Teile zu teilen, so entsteht nur ein einziges in der Mittellinie gelegenes Auge. Teilt sich derselbe spät und unvollkommen in zwei Abteilungen, so entsteht ein Auge, das aus zwei untereinander verschmolzenen Augen besteht" (l. c. pag. 556). Sehen wir von der etwas befremdenden entwicklungsgeschichtlichen Auffassung der Augenentstehung ab, so müssen wir entschieden zugeben, dass Weber etwas Richtiges geahnt hat. Bei einem Vergleich meiner Ausführungen mit dem Weber'schen Satze müssen wir aber außerdem zugestehen, dass es sich im letzteren in der That nur um eine Ahnung handelt, da eine wirklich fruchtbringende Analyse der Augenentstehung erst durch meine Erörterungen über Richtungsreize (4 pag. 763) und über die formative Wirkung der Augenblasen auf das Ektoderm herbeigeführt worden ist. Durch erstere habe ich nämlich die Entstehung der mesenchymalen Umhüllungen des Auges speziell der Choroidea, und durch letztere die Linsenbildung plausibel gemacht. Ich will hierbei noch die Möglichkeit betonen, dass die Augenbecher nach Anlockung der Mesenchymzellen auch noch formativ auf letztere wirken

können. Zur Erreichung des Endeffektes würden also Richtungsreiz und formativer Reiz einander ablösen müssen. Ich will die Entwicklungsphysiologie der Augenhüllen mesenchymalen Ursprungs nicht weiter analysieren, um mich nicht auf zu hypothetisches Gebiet zu begeben, und nur noch erwähnen, wie eine auf die andere richtend und formativ wirken kann, so dass schließlich aus gleichartigem Mesenchymmaterial verschiedenartig beschaffene Hüllen hervorgehen können.

Gerade als mein Manuskript so weit fertig war, dass es zur Post gehen konnte, erhielt ich durch die Güte des Herrn Kollegen Spemann den Bericht einer Sitzung der physikalisch-medizinischen Gesellschaft in Würzburg von Anfang Mai 1901, aus dem hervorgeht, dass Spemann die gleiche Ansicht wie ich von der ontogenetischen Entstehung der Linse des Wirbeltierauges hat. Es gelang ihm nämlich, folgende beide, für unsere Frage wichtige Punkte durch das Experiment sicherzustellen:

1. „Wenn der Augenbecher die Haut nicht erreicht, so bildet sich keine Linse; auch bleibt die Haut dunkel pigmentiert, hellt sich nicht zum Corneaepithel auf"; und

2. „Sowie der zurückgebliebene Augenbecher die Epidermis berührt, beginnt an der Berührungsstelle die Wucherung der Linse."

Hierdurch ist in Verbindung mit meinen vorstehenden Erörterungen ein Teil der Ansicht, die ich mir vor so vielen Jahren von der Entstehung der Linse des Wirbeltierauges gebildet habe, als sicher bewiesen anzusehen. Die Linsenbildung wird thatsächlich durch den Reiz, den die Augenbecher auf die berührten Stellen des Ektoderms ausüben, ins Leben gerufen. Damit ist natürlich noch nicht gesagt, dass die Potenzen zur Linsenbildung nicht auf bestimmte Stellen beschränkt, sondern auf die ganze Epidermis verteilt sind. Für letzteres sprechen bis jetzt nur die teratologischen Thatsachen, welche ich zur Begründung meiner Ansicht herangezogen habe; das Experimentum crucis bleibt aber noch auszuführen.

---

5. Über den Einfluss der Geschlechtsdrüsen auf die Ausbildung der sekundären und primären Sexualcharaktere.

Während bei Richtigkeit unserer Auslegung der Entwicklung der Wirbeltierlinse eine formative Reizwirkung vorliegt, welche sich nur auf geringe Distanzen, d. h. nur bei engem Anlegen der Augenblasen an das Ektoderm geltend macht, werden wir im folgenden Fälle kennen lernen, bei denen die Effekte an verschiedenen Orten und zum Teil weit entfernt von der Reizquelle auftreten. Es handelt

sich um die Beeinflussung der Ausbildung der sekundären und primären Sexualcharaktere durch die Geschlechtsdrüsen, ein korrelatives Geschehen, das jedem bekannt ist, so dass es sich kaum der Mühe zu verlohnen scheint, eine eingehendere Erörterung darüber anzustellen. Dass nämlich bei den männlichen Individuen nach Entfernung der Hoden und bei den weiblichen nach Ovarienexstirpation die Geschlechtscharaktere mehr oder weniger vollständig verschwinden, ja sogar danach die Eigentümlichkeiten des anderen Geschlechts bis zu einem gewissen Grade auftreten können, einerlei ob es sich hierbei um Menschen oder Tiere handelt, ist allen geläufig. „Wird z. B. die Operation an einem jungen Hahn ausgeführt, so kräht er niemals wieder, wie Yarrel anführt. Der Kamm, die Lappen und Sporen wachsen nicht bis zu ihrer vollen Größe und die Schuppenfedern nehmen ein intermediäres Ansehen zwischen echten Schuppenfedern und den Federn der Henne an."[1])

Aber der Satz: „Je weniger man weiß, desto sicherer fühlt man sich" gilt hier bei der Beurteilung der kausalen Abhängigkeit der Geschlechtscharaktere von den Geschlechtsdrüsen ganz besonders. Studiert man nämlich mit Kritik die gesammte Litteratur, welche über diese Frage vorliegt, so wird man sofort in seiner Überzeugung schwankend.

Da stehen zunächst die aus neuester Zeit stammenden Versuche von Oudemans, als Fragezeichen vor einem. Derselbe experimentierte mit Raupen des Falters Ocneria dispar L., bei denen die Geschlechtsdrüsen wegen der hochgelben Farbe ihrer Bindegewebshülle leicht zu sehen und zu entfernen sind. Das Resultat der Versuche war, dass die Kastration in diesem Falle keinen Einfluss auf die Ausbildung der höchst differenten sekundären Sexualcharaktere hatte, denn letztere bildeten sich ebenso vollständig aus, wie sie es bei Vorhandensein der Geschlechtsdrüsen gethan haben würden.

Auch bei Rörig (1), der in dankenswerter Weise eine Zusammenstellung aller Angaben über die Beziehungen zwischen Reproduktionsorganen der Cerviden und ihrer Geweihbildung gegeben hat, finden sich einige Thatsachen vor, welche trotz des reichen anderen Materials, das für eine kausale Beeinflussung der Geweihbildung durch die Geschlechtsdrüsen spricht, geradezu verblüffend wirken. Es ist nämlich hiernach das gelegentliche Vorkommen nicht nur von männlichen zeugungsfähigen Hirschen mit normalen Reproduktionsorganen ohne Geweih, sondern auch von fruchtbaren Capreolus-Weibchen mit Geweih sichergestellt. Angesichts solcher Thatsachen kann man leicht in Versuchung kommen, die ursächliche

[1]) Citiert nach Darwin (Bd. 2, pag. 59).

Beziehung zwischen Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtscharakteren überhaupt in Frage zu stellen, wobei man freilich das Kind mit dem Bade ausschütten würde, denn es giebt ja eine gewaltige Menge anderer Thatsachen, welche einer solchen ursächlichen Beziehung entschieden das Wort reden. Zu diesen Thatsachen gehören unter anderem z. B. folgende:

a) Thatsachen, welche auf eine ursächliche Beziehung zwischen Geschlechtsdrüsen und sekundären Sexualcharakteren hinweisen.

1. Giard (1—3) beobachtete, dass Sacculina Fraissei G. die Geschlechtsdrüsen von Stenorhynchus phalangium Penn. fast zum Verschwinden bringen und dadurch eine Reduktion der Merkmale des befallenen Geschlechts und ein Auftreten von solchen des anderen Geschlechts herbeiführen kann. Infolgedessen wird das Abdomen der Männchen dem weiblichen ähnlich, während bei dem Weibchen die eiertragenden Abdominalfüße sehr reduziert werden. Auch bei Eupagurus Bernhardus, bei Gebia stellata (2) und bei Palaemon und Hippolyte (3) hat Giard „castration parasitaire“ beobachtet.

2. Max Weber beschrieb einen Finken (Fringilla coelebs L.), der auf der linken Seite weibliches und auf der rechten männliches Gefieder und Hand in Hand damit im Innern links ein Ovarium und rechts einen Hoden aufwies.

3. Der Einfluss der Kastration auf die mangelhafte Entwickelung der sekundären Sexualcharaktere bei Hähnen wurde schon oben erwähnt, hier sei nur nachgetragen, dass der Kapaun auch Eigentümlichkeiten des Weibchen annehmen kann, indem er sich auf die Eier setzt und Hühnchen ausbrütet (Darwin Bd. II, pag. 59).

4. „Waterton führt einen merkwürdigen Fall von einer Henne an, welche aufgehört hatte zu legen und das Gefieder, die Stimme, Sporne und das kriegerische Temperament des Hahnes angenommen hatte. Stellte man sie einem Feinde gegenüber, so richtete sie ihre Schuppenfedern auf und zeigte Kampflust“ (Darwin ibidem pag. 58).

5. Auch bei anderen weiblichen, steril gewordenen oder nie fertil gewesenen Vögeln sind Fälle von sogenannter Androgynie bekannt geworden, z. B. durch Tichomiroff, Korschelt und Willey. Die Beobachtungen des ersteren beziehen sich auf 4 androgyne Hennen und eine Ente. Die Hennen waren zwar nicht hahnenfedrig, krähten aber wie Hähne und besaßen Sporen und einen Kamm, der viel größer als bei einer normalen Henne war. Die Tiere hatten nie Eier gelegt. Trotzdem waren ihre inneren Geschlechts-

organe insofern weiblich, als ein Ovarium, allerdings von sehr rudimentärer Entwicklung, vorhanden war, während sich in der Kloake männliche Geschlechtswarzen vorfanden. Die vollkommen enterichfedrige Ente besaß ebenfalls einen ziemlich rudimentären Eierstock. Ob derselbe aber von Anfang an rudimentär oder erst sekundär degeneriert war, läßt sich nicht entscheiden, da nicht angegeben ist, ob die Ente jemals Eier gelegt hatte. Um wirklich sekundär steril und deshalb enterichfedrig gewordene Enten handelt es sich dagegen bei den von Korschelt und Willey beobachteten Tieren. In letzterem Falle war das Gefieder beinahe vollständig männlich. Hand in Hand damit ging eine ganz bedeutende Reduktion des Ovariums, das der traubigen Oberfläche entbehrte und dessen Eizellen in Resorption begriffen waren.

6. „Erkrankung der Reproduktionsorgane weiblicher Cerviden kann die Ursache von Geweiherzeugung werden“ (Rörig, p. 419).

7. Auch alte, steril gewordene Cerviden-Weibchen können ein Geweih aufsetzen (ibidem).

8. Individuen mit hermaphroditischen Genitalien scheinen stets Geweihe zu entwickeln, und es erreicht die Geweihentwicklung bei diesen einen um so höheren Grad der Vollkommenheit, je stärker die inneren Zeugungsorgane nach der männlichen Richtung hin entwickelt sind“ (ibidem p. 419—20).

9. „Totale Kastration eines noch jugendlichen Individuums, das noch keine Stirnbeinzapfen entwickelt hat, hat zur Folge, dass weder Stirnbeinzapfen noch Geweihe jemals entwickelt werden“ (ibidem p. 431).

10. „Erfolgt die Kastration nach Beendigung der Stirnzapfenentwicklung und vor Beginn der ersten Geweihbildung, dann entwickeln sich kleine Kolbengeweihe von mehr oder minder abnormer Form und schwächlicher Konsistenz“ (ibidem p. 431).

11. „Fällt die Kastration in die Zeitperiode der Geweihentwicklung, dann entstehen Geweihe, die niemals ausreifen, ständig mit Bast bekleidet sind, nie gefegt und nie abgeworfen werden. Nicht selten arten diese Kolbengeweihe zu Perrückengeweihen aus“ (l. c. p. 431).

12. „Totale Kastration zur Zeit der Reife des Geweihes hat zunächst vorzeitigen, bestimmt innerhalb weniger Wochen eintretenden Abwurf des Geweihes zur Folge. Danach entsteht ein neues Geweih, das gewöhnlich aus kleinen porösen Stangen besteht, sprossenlos ist, zuweilen Missbildungen oder (bei Capreolus) Neigung zur Perrückenbildung zeigt, beständig mit Bast bedeckt bleibt, nicht gefegt und nicht abgeworfen wird“ (l. c. p. 432).

13. Atrophie der Testes veranlasst bei den Cerviden fast ausnahmslos die Bildung von Perrückengeweihen, während „Verletzungen der Testes vorzeitigen Abwurf des Geweihes (wie Kastration bei völlig entwickeltem Geweih), oder allmähliche Abbröckelung der Stangen, oder verspäteten Abwurf, zuweilen auch keine Geweihneubildung, aber niemals Perrückenbildung zur Folge hat" (l. c. p. 441).

Nach dieser eingehenden Wiedergabe der bei Cerviden gewonnenen, von Rörig kritisch gesichteten Resultate mögen noch einige angeführt werden, welche auf den Menschen Bezug haben.

14. Die Folgen der Kastration männlicher Individuen, die in früher Jugend ausgeführt ist, sind allgemein bekannt: die Haut wird fettreich, das Skelett wird mehr dem eines Weibes ähnlich, indem das Becken breiter und der Brustkorb schmäler wird als bei einem normalen Mann (?), der Bart kommt nicht zur Entwicklung, und das Mutieren der Stimme bleibt aus.[1]) Letzteres kommt daher, dass der Kehlkopf nicht die für den Mann charakteristische Ausbildung erreicht, sondern ähnlich wie der weibliche auf einer niederen Entwicklungsstufe stehen bleibt. Der für den männlichen Kehlkopf charakteristische, spitzere Winkel des Schildknorpels und die Eminentia thyreoidea sind sehr flach, so dass der sagittale Durchmesser kleiner ist, und die Stimmbänder infolgedessen kürzer als bei normalen männlichen Individuen sind. Alle Knorpel bleiben

---

[1]) Vergl. z. B. Samuel, pag. 298 und besonders Pelikan, in dessen Buch über das Skopzentum in Russland (pag. 15 des Anhanges) Merschejewsky Zahlenangaben über die Weite des Beckens von in der Jugend verschnittenen männlichen Skopzen macht, deren Beweiskraft jedoch von Rieger (pag. 34) bestritten wird. Im Anschluss an diese Skepsis Rieger's sei erwähnt, dass nach Becker (Arch. f. An. u. Phys. 1899) das Skelett des männlichen jugendlichen Kastraten „durchaus keine Annäherung an den weiblichen Typus" zeigt. „Wohl aber hatte die Entfernung der Keimdrüsen einmal ein Stehenbleiben des Beckens auf einer kindlichen Stufe, andererseits ein längeres Bestehen der Epiphysenlinien und ein excessives Längenwachstum der Röhrenknochen zu stande gebracht" (citiert nach Alterthum). Auch durch den Mangel der Behaarung werden die männlichen Kastraten nicht dem weiblichen Typus genähert, denn es fehlen ihnen, wie Rieger (pag. 33) richtig bemerkt, nicht nur die Bart-, sondern nach Pelikan und Merschejewsky auch die Achsel- und Schamhaare, welche nicht zu den sekundären Sexualcharakteren gehören. Der in der Jugend Kastrierte wird also auch in dieser Beziehung nicht weiblich, sondern geschlechtloser, ebenso wie das frühzeitig kastrierte Mädchen, das nach Roberts ebenfalls keine Schamhaare bekommen soll. Zu diesen negativen Befunden an frühzeitig kastrierten stehen jedoch die Beobachtungen an solchen Individuen im Gegensatz, wo mit dem vorhandenen, aber abnorm entwickelten oder atrophisch gewordenen Keimdrüsen thatsächlich das Auftreten von Charakteren des entgegengesetzen Geschlechts einhergeht, wie aus dem Haupttext zu ersehen ist.

durchaus knorpelig, so dass nach Untersuchungen von Gruber bei einem 65-jährigen Kastraten „nirgends eine Spur von Knochen oder Kalkablagerung“ zu finden war, was dem normalen Verhalten nicht entspricht. (Citiert nach Grützner in Hermann, 1. Bd. 1 b pag. 61.)

15. Ein Gegenstück hierzu liefern die Veränderungen, welche nach der Exstirpation der Ovarien vor Beginn der Geschlechtsfunktion am weiblichen Organismus nachträglich auftreten. Derartig früh operierte weibliche Kastraten hatten nach dem Bericht von Roberts aus Indien „keinen Busen, keine Warze und keine Schamhaare. Der Scheideneingang war vollkommen verschlossen, und der Schambogen so enge, dass sich die aufsteigenden Äste der Sitzbeine und die absteigenden der Schambeine fast berührten. Die ganze Gegend der Schamteile zeigte keine Fettablagerung, ebenso wie die Hinterbacken nicht mehr entwickelt waren wie bei Männern, während der übrige Körper hinreichend mit Fett versehen war. Es war keine Spur einer Menstrualblutung oder eine deren Stelle vertretende vorhanden; ebenso kein Geschlechtstrieb“ (zitiert nach Bischoff pag. 41).

16. Charaktere des entgegengesetzten Geschlechts können auftreten, ohne dass die Geschlechtsdrüsen entfernt sind, wenn letztere atrophisch geworden oder von Anfang an abnorm entwickelt waren. Einen solchen von Polaillon beobachteten Fall teilt z. B. Guinard (pag. 283) mit. Es handelt sich um ein Individuum, welches sein ganzes Leben lang als Weib angesehen worden war und doch keine inneren weiblichen Geschlechtsorgane, sondern zwei atrophische Testikel besaß. Der äußere Habitus glich ganz und gar dem eines Weibes, da eine weibliche Stimme, zarte Haut, schlanke, runde Glieder, wohlentwickelter Busen, vorspringende Hüften und ein weites Becken vorhanden waren. Umgekehrt giebt es auch zahlreiche Fälle, wo ein äußerer männlicher Habitus mit inneren weiblichen Geschlechtsorganen verbunden ist. Auch hierfür findet man verschiedene Beispiele in dem Buche von Guinard vor, doch wird man leider gewöhnlich genauere Angaben über den Zustand der Ovarien vermissen.

Obgleich sich die Zahl der angeführten Beispiele leicht noch um ein Beträchtliches vermehren ließe, genügen sie doch vollkommen, um einen formativen Zusammenhang zwischen Geschlechtsdrüsen und sogenannten sekundären Sexualcharakteren zu beweisen. Welcher Art ist nun aber dieser Zusammenhang?

Wir müssen hierauf antworten, dass er jedenfalls nicht derartig ist, dass die männlichen Keimdrüsen die Entstehung der männlichen Sexualcharaktere und die Ovarien die der

weiblichen auf irgend eine Weise veranlassen, denn sonst könnten Vögel, welche keine Eier mehr legen, nicht hahnenfederig werden, sonst könnten weibliche Cerviden mit erkrankten oder steril gewordenen Ovarien kein Geweih aufsetzen, sonst könnten in der Jugend kastrierte männliche Individuen keine weiblichen Charaktere erhalten etc.

Die sekundären Sexualcharaktere können sich also ohne das Vorhandensein der entsprechenden Geschlechtsdrüsen entwickeln oder, richtiger gesagt, zu entwickeln beginnen. Dieses ist der erste Satz, an dessen Richtigkeit wir festhalten müssen. Seine Schlussworte leiten zu dem zweiten allgemeinen Satz über:

Es handelt sich nämlich bei der Entstehung sekundärer Sexualcharaktere ohne Beeinflussung durch die entsprechenden Geschlechtsdrüsen nur um den Beginn, nie aber um die absolute Vollendung der Entwicklung. Beweise hierfür liefern die Thatsachen, dass Kastraten von Mensch und Tier die Charaktere des anderen Geschlechts nie vollständig, sondern nur bis zu einem gewissen Grade annehmen, auch wenn die Exstirpation der Keimdrüsen im jugendlichen Alter vollzogen wurde, dass ferner bei weiblichen Cerviden mit atrophischen oder erkrankten Ovarien zwar Geweihe, aber keine vollständig ausgebildeten auftreten, ja dass zu dieser geringfügigeren Entwicklung auch noch eine abnorme Form des Geweihes und sein beständiges Bekleidetsein mit Epidermis, mit „Bast" hinzukommen kann.

Zur vollständigen, normalen Ausbildung der sekundären Sexualcharaktere ist also das Vorhandensein der entsprechenden Keimdrüsen und zwar in funktionierendem Zustande unerlässlich. Letzteren Zusatz mussten wir deswegen machen, weil z. B. Atrophie der Hoden bei Cerviden zur Entstehung von Perrückengeweihen führt, und die sekundären Sexualcharaktere erst nach erlangter Geschlechtsreife zu voller Entfaltung gelangen, wie ja vom Menschen allgemein bekannt ist. Dieses wäre der zweite Satz von allgemeiner Wichtigkeit, der sich aus dem reichen Thatsachenmaterial herausschälen lässt. Die Geschlechtsdrüsen rufen also die sekundären Sexualcharaktere nicht hervor, sondern fachen deren Entwicklung nur an, so dass sie normal bis zu Ende verläuft. Man kann also die Wirkung der Keimdrüsen in dieser Hinsicht in Anlehnung an Ostwald[1]) als eine positiv katalytische bezeichnen und mit dem Öl vergleichen, welches den Gang der damit ge-

[1]) Lehrbuch d. allgem. Chemie. 2. Aufl. Bd. II 1, pag. 515 und Grundlinien der anorganischen Chemie, pag. 109.

schmierten Maschine erleichtert oder eventuell, wenigstens bis zum vollständigen Ablauf, erst ermöglicht.

Abgesehen von dieser positiven Wirkung üben nun aber die funktionierenden Keimdrüsen noch eine negative aus: sie verhindern, dass die sekundären Sexualcharaktere des entgegengesetzten Geschlechtes in Erscheinung treten, wie auch Tichomiroff, Kurella und Kassowitz (Bd. 2, pag. 67) bereits richtig hervorgehoben haben. Dies beweisen die Thatsachen dass Individuen mit normalen, einheitlichen, funktionierenden Geschlechtsorganen nach unseren gewöhnlichen Erfahrungen ausgesprochene Merkmale des anderen Geschlechts nicht erkennen lassen, dass aber solche Merkmale in verschieden hohem Grade auftreten können, wenn die Keimdrüsen entweder von Anfang an abnorm beschaffen oder in späterem Alter atrophisch geworden waren. Das Vorkommen von Fällen, wo in späterem Alter nach Degeneration der Ovarien männliche Charaktere bei manchen höheren Tieren, wie bei Vögeln und Cerviden, auftreten können, zeigt übrigens, dass die negativ hemmende Wirkung wenigstens bei den angeführten Tiergruppen andauernd sein muss, dass also zur vollständigen Unterdrückung der entgegengesetzten Sexualcharaktere eine kurze Beeinflussung der betreffenden reaktionsfähigen Körperstellen nicht genügt. Beim Menschen scheinen allerdings die Verhältnisse in dieser Hinsicht einigermaßen anders zu liegen, wie die geringfügigen oder gar fehlenden Folgen der Exstirpation der Hoden oder Ovarien nach erfolgter Geschlechtsreife erkennen lassen, worüber man in den Zusammenfassungen von Rieger und von Alterthum nachlesen kann.

Mit Konstatierung der negativ hemmenden Wirkung der funktionierenden Geschlechtsdrüsen auf die Entstehung der Charaktere des entgegengesetzten Geschlechts, haben wir den dritten und letzten Satz aufgestellt, den man angesichts des vorhandenen Thatsachenmaterials nicht nur berechtigt, sondern sogar aufzustellen gezwungen ist.

Da wir also einfach gezwungen sind, teils eine negativ hemmende, teils eine positiv anfachende Wirkung der Keimdrüsen auf die Sexualcharaktere anzunehmen, so müssen wir eben versuchen, uns mit den scheinbar widersprechenden Thatsachen auf irgend eine Weise abzufinden.

Wir haben hier zunächst mit der Thatsache zu rechnen, dass nach Rörig die totale Kastration jugendlicher Individuen von Cerviden, welche noch keine Stirnbeinzapfen aufweisen, weder die Entstehung der letzteren noch der Geweihe zur Folge hat, so dass also der ganze Schädel des Männchens dem des Weibchens ähnlich

wird. Es liegt auf der Hand, dass diese Angabe unserem oben aufgestellten ersten Satze widerspricht, nach welchem die Geschlechtsdrüsen zum Hervorrufen der entsprechenden Sexualcharaktere nicht nötig, wohl aber zum Anfachen und Zuendebringen ihrer Entwicklung unentbehrlich sind. Welche Möglichkeiten bieten sich uns nun, diese scheinbar widersprechende Thatsache mit unserem ersten Satz in Einklang zu bringen? Wie kommt es, dass junge kastrierte männliche Cervidenkälber ohne Stirnbeinzapfen nicht wenigstens ein schwächlich ausgebildetes Geweih aufsetzen?

Wir müssen hier zunächst daran denken, dass die erste Ursache zur Geweihbildung, welche, wie man an vielen Beispielen demonstrieren kann, nicht von den Testikeln ausgeht, doch von einem anderen Körperteil ausgehen oder in einem anderen Zustande des Organismus gesucht werden muss. Damit nun eine formative Wirkung zu stande kommt, ist zweierlei notwendig: Erstens nämlich, dass das auslösende Agens vorhanden ist, und zweitens, dass das betroffene System die Fähigkeit zur Reaktion besitzen muss. Vielleicht wird nun aber diese Fähigkeit erst durch Bedingungen herbeigeführt, welche von einem gewissen Ausbildungsgrad der Keimdrüsen abhängig sind, wobei es gleichgültig ist, welches spezielle Geschlecht letzteren zukommt. Welcher Art freilich diese „Bedingungen" sind, darüber lassen sich z. Z. gar keine einwandfreien Vorstellungen machen, doch dürfte dieses auch deshalb vollkommen gleichgültig sein, weil es uns nur auf die Demonstrierung der Möglichkeit ankommt, die scheinbar widersprechende Thatsache mit unserem Satze zu vereinigen. Eine solche Möglichkeit ist aber durch unsere Erörterungen gegeben, denn die unbekannten Bedingungen, welche zu einer Reaktion auf die sexualcharakterbildenden Faktoren erforderlich und von einer gewissen geschlechtlichen Reife des Individuums abhängig sind, können natürlich bei einem ganz früh kastrierten Männchen nicht auftreten, so dass dasselbe geweihlos bleibt, obwohl die Hervorrufung der Geweihbildung nicht an die Anwesenheit der Testikel gebunden ist. Dass der Schädel aber dann die Form des weiblichen annimmt, beruht einfach darauf, dass die Charaktere des letzteren durch den Wegfall der männlichen Merkmale zu stande kommen. Es ließen sich auch noch andere Erklärungsmöglichkeiten dieser ersten widerstrebenden Thatsachen erfinden, ich will mich aber, um das Kapitel nicht unnötig in die Länge zu ziehen, mit der Ausführung dieser einen begnügen.

Die vorstehenden Erörterungen über das Zustandekommen formativer Wirkungen können uns auch beim Suchen nach einer Erklärungsmöglichkeit für jene Thatsachen gute Dienste leisten, welche dem zweiten, oben von uns aufgestellten Satz von der Art

und Weise der Beeinflussung der sekundären Sexualcharaktere durch die Geschechtsdrüsen zu widersprechen scheinen. Ich denke an das Vorkommen von geschlechtlich normalen, zeugungfähigen Hirschen ohne Geweihe. Mein Raisonnement ist hier folgendes: Wegen des Vorhandenseins funktionierender Testikel sind zwar die Faktoren, welche zur vollständigen Ausbildung der Geweihe notwendig sind, und die allgemeinen Bedingungen gegeben, welche die Wirkung der ersteren gestatten würden, es fehlt aber an dem ganzen Kausalkomplex noch das Wesentlichste, nämlich die Reaktionsfähigkeit der Schädelpartien, aus denen die Geweihe normaler Weise hervorgehen. Diese Reaktionsfähigkeit ist aus irgend welchen Gründen bei den betreffenden Individuen verloren gegangen, so dass sie keine Geweihe aufsetzen können. Natürlich ist es von besonderer Wichtigkeit, gerade diese Gründe namhaft zu machen, auf welche hin der Verlust der Reaktionsfähigkeit auf die geweihbildenden Faktoren erfolgte; alles, was hierüber gesagt worden ist, entbehrt aber der Stichhaltigkeit, wie Rörig richtig bemerkt.

Viel einfacher liegen die Verhältnisse in jenen Fällen, wo es sich um fruchtbare Cervidenweibchen mit Geweih handelt. Allerdings widerspricht das Vorkommen solcher Individuen dem dritten, oben aufgestellten Satz, nach dem den funktionierenden Geschlechtsorganen die Fähigkeit zukommen soll, das Auftreten der Charaktere des anderen Geschlechts zu verhindern. Es ist aber den betreffenden weiblichen Individuen immerhin bis zu einem gewissen Grade gelungen, die Geweihbildung zu hemmen, denn die bei ihnen vorhandenen Geweihe waren mangelhaft oder sogar recht mangelhaft entwickelt, da die Dimension der längsten Stange in einem Falle 8 cm, in einem anderen aber wenig über 1 cm betrug. Natürlich widersprechen diese Thatsachen trotz alledem unserem dritten Satze. Die einfachste Art und Weise, sie mit letzterem in Einklang zu bringen, besteht offenbar in der Annahme, dass die normalen, zeugungsfähigen Weibchen vielleicht in einer früheren Periode einmal an den Ovarien erkrankt waren und infolgedessen kleine Geweihe aufgesetzt hatten, die auch nach Beseitigung der Krankheit erhalten blieben. Dass Weibchen mit erkrankten Genitalien Geweihe erhalten können, ist eine verbürgte Thatsache.

Ich lege auf vorstehende Erklärungsversuche wenig Wert. Sie sollen ja nur zeigen, wie man die scheinbar widerstrebenden Thatsachen unseren Regeln von der Abhängigkeit der sekundären Sexualcharaktere von den Geschlechtsdrüsen beiordnen könnte. Es ist aber immer noch eine Thatsache übrig geblieben, welche zunächst entschieden gegen jede Abhängigkeit der sekundären Sexualcharaktere von den Keimdrüsen zu sprechen scheint. Es ist dieses das zu An-

fang erwähnte Resultat Oudemans bei dem Falter Ocneria dispar. Ist dasselbe aber nun wirklich beweiskräftig? Obwohl ohne weiteres zugegeben werden muss, dass eine Kausalbeziehung, welche für höhere Wirbeltiere Gültigkeit hat, nicht auch bei Insekten richtig zu sein braucht, so glaube ich doch, die Beweiskräftigkeit des Resultates anzweifeln zu können.

Oudemans betont zwar besonders, dass er seiner Ansicht nach früh genug operiert habe, nämlich entweder kurz vor der Verpuppung oder häufig auch lange vorher, zu einer Zeit, „in welcher die Ausbildung der Imago noch nicht angefangen hatte, d. h. in welcher die Imaginalscheiben noch ein latentes Dasein fristeten.“ Auf der anderen Seite erwähnt er aber auch, dass bereits bei den jüngsten Räupchen die Geschlechtsdrüse differenziert sei. Es scheint mir deshalb die Annahme sehr nahe zu liegen, dass auch die sekundären Sexualcharaktere bereits induziert sein können. Dabei ist gar nicht nötig, dass diese Induktion bereits sichtbar zu sein braucht, denn nach Pfeffer (1) ist an den kleinen Sprossen der Brutknospen von Marchantia polymorpha die Dorsiventralität bereits 3 Tage nach der Aussaat durch das Licht unverrückbar bestimmt, obwohl von irgend einer morphologischen Differenz zwischen Ober- und Unterseite noch nichts zu sehen ist. Zu einem entsprechenden Resultat gelangte neuerdings Winkler bei einseitiger Beleuchtung von Cystosira-Eiern, deren erste, Spross- und Rhizoidenanlage trennende Teilung senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen entsteht. Bereits 3—4 Stunden nach der Befruchtung ist hier bei einseitiger Beleuchtung die erste Teilungsrichtung unabänderlich bestimmt, obwohl die Teilung frühestens nach 16 bis 18 Stunden erfolgt. Auch die Lithiumentwicklung der Echinodermeneier ist nach meinen Untersuchungen (2) bereits auf dem Blastulastadium induziert, obwohl man den Larven noch nichts von dem künftigen, merkwürdigen Entwicklungsgang ansehen kann. Oudemans weist zwar darauf hin, dass das farbige Schuppenkleid sicher erst im Puppenstadium angelegt werde und auf demselben durch erhöhte oder erniedrigte Temperatur bekanntlich abgeändert werden könne, wir müssen jedoch darauf erwidern, dass, wenn auch die Temperatur die Färbung der Flügel während des Puppenstadiums beeinflussen kann, dieses doch noch kein Beweis dafür ist, dass auch die sexuellen Unterschiede erst auf dem Puppenstadium fixiert werden, zumal letztere bekanntlich absolut nicht ausschließlich in der differenten Färbung, sondern auch im Bau des Körpers und einzelner seiner Teile bestehen. Es wäre nämlich denkbar, dass die Färbung gar nicht direkt von den Geschlechtsdrüsen abhängig ist, sondern dass dieselbe von einem anderen sekundären Sexualmerkmal beeinflusst

wird, welches seinerseits vielleicht nur allein von den Keimdrüsen in seiner Ausbildung geleitet wird.

Man kann nun aber, abgesehen von diesem ersten schwerwiegenden Einwand, noch einen ganz anderen erheben, indem man ruhig zugiebt, dass die Geschlechtsdrüsen selbst die sekundären Sexualcharaktere nicht beeinflussen, dafür aber behauptet, es könnten letztere vielleicht in ihrer Ausbildung von den Geschlechtsnebendrüsen abhängen, die bei den Oudemans'schen Faltern ja vorhanden waren. Zur Begründung könnte man darauf hinweisen, dass nach Rörig's Meinung bei den Cerviden die Entwicklung des Geweihes vielleicht nicht von den Hoden selbst, sondern von den Nebenhoden abhängig ist. Ich lege jedoch auf diesen zweiten Einwand sehr wenig Gewicht, zumal mir die Rörig'sche Ansicht z. Z. noch recht wenig begründet erscheint.

Oudemans schließt an seine Auseinandersetzungen über die möglichen Einwände folgenden Satz an: „Ein anderes Bedenken könnte sein, ob man hier vielleicht die sexuelle Dimorphie als dermaßen durch Erblichkeit fixiert anzunehmen habe, dass der ursprünglich zu ihrer Entwicklung nötige Reiz jetzt überflüssig geworden ist.“ Dieser Satz enthält wieder den alten, oft gerügten Fehler, in den Forscher, denen das entwicklungsphysiologische Denken noch nicht in Fleisch und Blut übergegangen ist, so häufig verfallen, weswegen ich hier nochmals[1]) darauf zu sprechen kommen will. Zu sagen, ein embryonaler Bildungsprozess bedürfe eventuell deshalb keines auslösenden Reizes, also keiner Ursache mehr, weil er „vererbt“ sei, ist deshalb einfacher Nonsens, weil für jede Veränderung — und ein neuer Bildungsprozess ist doch eine solche — eine Ursache angegeben werden muß, die natürlich in dem Vorhergeschehenen enthalten ist. Wenn demnach die sekundären Sexualcharaktere von Ocneria, wie Oudemans meint, nicht in ihrer Entstehung von den Keimdrüsen abhängig sind,[2]) nun so müßte eben ihre Entstehungsursache irgendwo anders im Embryo resp. in der Raupe gesucht werden.

---

[1]) Vergl. oben pag. 8 und die eingehenderen Erörterungen Driesch's über denselben Fehler (4, pag. 417 u. 5, pag. 54 ff.)

[2]) Übrigens fällt das Vorkommen von Schmetterlings-Pseudohermaphroditen mit äußeren mehr oder weniger männlichen Sexualcharakteren und inneren abnormen weiblichen Genitalien und umgekehrt stark zu Gunsten einer Abhängigkeit der sekundären Geschlechtsunterschiede von den Keimdrüsen ins Gewicht. Auch wahre Hermaphroditen mit äußerlich halbierten sekundären Geschlechtscharakteren kommen z. B. nach Standfuß bei Lepidopteren vor, doch wäre hier z. T. eine noch eingehendere histologische Untersuchung der Keimdrüsen am Platze. Vergl. Standfuß 3, pag. 53 u. 64.

b) Die mutmasslichen Beziehungen zwischen Geschlechtsdrüsen und äusseren Geschlechtsorganen.

Es ist seit langem bekannt, dass sich für jeden Teil der äußeren männlichen Geschlechtsorgane entsprechende Teile an den weiblichen Genitalien auffinden lassen, und dass letztere ein auf einer früheren Entwicklungsstufe stehen gebliebenes Stadium einer ursprünglich bei beiden Geschlechtern identischen Anlage repräsentieren. Man kann sich demnach selbst noch aus den ausgebildeten äußeren Genitalien des Weibes durch eine bestimmt gerichtete Weiterentwicklung der einzelnen Teile die Entstehung des männlichen Typus in Gedanken vorstellen. Welche Ursache bewirkt es nun, dass die Entwicklung beim männlichen Geschlecht bis zu Ende verläuft, während sie beim weiblichen früher stehen bleibt? Liegt hier etwa ein Einfluss der Keimdrüsen vor, oder entwickeln sich äußere und innere Geschlechtsorgane ganz unabhängig voneinander?

Wenn wir uns zur Entscheidung dieser Alternative zunächst an die normale Entwicklungsgeschichte wenden, so scheint die Thatsache, dass die äußeren Geschlechtsteile zeitlich später different werden als die Keimdrüsen, entschieden für die erstere der beiden Alternativen, für eine Abhängigkeit der äußeren Geschlechtsorgane von den inneren zu sprechen. Hoden und Eierstöcke sind nämlich bei menschlichen Embryonen etwa in der sechsten Woche in ihrem histologischen Aufbau voneinander zu unterscheiden, während sie an ihrem äußeren Aussehen bei dreimonatlichen Embryonen erkannt werden können.[1]) Nach Minot[2]) tritt nun der Unterschied zwischen männlichem und weiblichem Geschlechtshöcker im dritten Monat immer deutlicher hervor, so dass also in der That das Differentwerden der äußeren Genitalien jenem der Geschlechtsdrüsen nachzufolgen scheint. Diese zeitliche Succession ist aber natürlich noch längst kein Beweis für einen kausalen Zusammenhang. Sehen wir also zu, was uns hierüber die zahlreichen Fälle von Pseudohermaphroditismus und Hermaphroditismus verus bei Mensch und Tier lehren.

Betrachten wir zunächst die Fälle von Pseudohermaphroditismus, so ist klar, dass dieselben nicht für die Richtigkeit der Ansicht von einer kausalen Beziehung zwischen äußeren Geschlechtsorganen und Keimdrüsen sprechen, da es sich ja in diesen Fällen um die Vortäuschung eines falschen Geschlechts durch die äußeren Genitalien handelt. Guinard hat in seinem Buche eine Anzahl solcher Missbildungen aufgezählt, von denen wir eine bereits oben pag. 74

[1]) Vergl. Minot pag. 503 und 505, wo man die Originalschriften von Nagel und Benda wird citiert finden.

[2]) Minot pag. 530.

erwähnt haben. Es handelte sich um einen Mann, d. h. ein Individuum mit Hoden, das sein ganzes Leben für ein Weib gehalten und von Polaillon genauer untersucht worden ist. Die äußeren Genitalien waren ganz von weiblichem Typus, dem außerdem auch die ganze äußere Gestalt des Individuums entsprach. Von diesem extremen Beispiel giebt es allmähliche Übergänge zur Hypospadie und schließlich zum normalen Verhalten. Von Hypospadie spricht man bekanntlich dann, wenn die Verwachsung der Ränder der Urogenitalrinne unterblieben ist, so dass die Mündung der Harnröhre nicht an der Spitze der Eichel des Penis liegt, sondern mehr oder weniger dessen Basis genähert ist. Die Weiterentwicklung der äußeren Genitalien über die Entwicklungsstufe des Weibes hinaus ist also in diesen Fällen mehr oder weniger radikal unterblieben, obwohl die inneren Geschlechtsdrüsen männlich waren. Auch bei anderen Säugetieren sind ähnliche Fälle von nur scheinbarer Weiblichkeit festgestellt worden.

Es giebt nun aber auch Beispiele, wo das Umgekehrte der Fall ist, d. h. wo sich die äußeren Genitalien über die Entwicklungsstufe der weiblichen hinausentwickelt und sich mehr oder weniger dem männlichen Typus genähert haben, obwohl die Geschlechtsdrüsen und ihre Leitungswege im Innern rein weiblich waren. Auch hierfür wird man bei Guinard eine Reihe von Beispielen, die beim Menschen und bei anderen Säugetieren beobachtet wurden, vorfinden. Es scheint also nach den Erscheinungen des Pseudohermaphroditismus zunächst, als ob kein Kausalzusammenhang zwischen Geschlechtsdrüsen und äußeren Genitalien bestünde.

Wir werden jedoch etwas umgestimmt, wenn wir bedenken, dass mit der abnormen Ausbildung der äußeren Genitalien in den extremen Fällen — soweit darüber überhaupt genaue Angaben vorliegen — eine abnorme Beschaffenheit der Geschlechtsdrüsen selbst einhergeht. So waren bei dem sein Leben lang für ein Weib gehaltenen Mann, den Polaillon untersuchte, atrophierte Hoden vorhanden; und ein anderes Individuum, welches bis zu seinem Ende für einen Mann gehalten worden war, besaß im Becken zwei Ovarien, welche denen eines Mädchens von 15—16 Jahren entsprachen. Da man über die Männlichkeit des betreffenden Individuums, das von Bouillaud[1]) genau untersucht worden ist, nie in Zweifel war, und infolgedessen Menstruationen, welche mit den Ovarien in Kausalzusammenhang stehen, nie stattgefunden hatten, so müssen die weiblichen Keimdrüsen jedenfalls schon deshalb recht unentwickelt gewesen sein. Bei einem Rinde, das äußerlich ganz wie eine Kuh

[1]) Citiert nach Guinard pag. 302.

aussah, konstatierte Guinard im Innern rein männliche Geschlechtsorgane in Gestalt zweier atrophierter Hoden; und bei einem Pferde mit ebenfalls äußerlich weiblichen Genitalien fand Violet nach Angabe Guinard's ebenfalls zwei atrophierte Hoden im Innern vor. Obwohl sich die Beispiele noch leicht an Zahl vermehren ließen, so dürften die angeführten doch schon genügen, um zum mindesten zu zeigen, dass mit Pseudohermaphroditismus eine abnorme Beschaffenheit der Keimdrüsen einhergehen kann. Vielleicht ließe es sich aber, falls man über die Beschaffenheit der Geschlechtsdrüsen immer genau orientiert wäre, sogar feststellen, dass es sich in den Fällen von falschem Hermaphroditismus nicht nur um ein „Kann", sondern um ein „Muß" der abnormen Beschaffenheit der Hoden oder Ovarien handelt.

Für die Beurteilung einer eventuell kausalen Beziehung zwischen äußeren Genitalien und Geschlechtsdrüsen ist es ferner von Wichtigkeit, dass bei scheinbarem Hermaphroditismus selbst in den extremsten Fällen der vorgetäuschte Typus nie eine absolut vollständige Ausbildung erfährt. Dieses lehrt z. B. die nähere Betrachtung der äußeren männlichen Geschlechtsorgane jenes oben erwähnten, von Bouillaud beschriebenen Individuums, welches sein Leben lang für einen Mann gehalten wurde und doch innere weibliche Genitalien besaß. Das Skrotum war nämlich bei diesem Wesen zwar deutlich erkennbar, seine beiden Börsen waren aber klein und enthielten keine Geschlechtsdrüsen. Die Raphe, welche sie voneinander trennte, erschien ein wenig härter und trat mehr hervor, als es gewöhnlich beim Manne der Fall ist; und die Mündung der Harnröhre befand sich nicht in der Mitte der Spitze der Eichel, sondern war nach der unteren Seite derselben verschoben. Auch die Rundung des mons veneris erinnerte mehr an das weibliche als an das männliche Geschlecht. Trotz der weiten Entwicklung nach dem männlichen Typus hin lässt sich also der weibliche Charakter doch noch in verschiedenen Punkten erkennen, was natürlich nicht ausschließt, dass solche Individuen trotz alledem zeitlebens einem falschen Geschlechte zuerteilt werden, da ja die verschiedengradig hypertrophisch entwickelten äußeren weiblichen Genitalien mit den mehr oder weniger rudimentären Ausbildungsstadien der äußeren männlichen Geschlechtsorgane übereinstimmen.

Eine dritte Gruppe von Thatsachen, welche für eine Abhängigkeit der äußeren Genitalien von den Geschlechtsdrüsen zu sprechen scheint, liefern uns die Fälle von wahrem Hermaphroditismus, wo es sich um das gleichzeitige Vorkommen von beiderlei Geschlechtsdrüsen in verschiedener Kombination bei demselben Individuum handelt. Die äußeren Geschlechtsorgane entsprechen in

diesen Fällen nämlich nie einem bestimmten Typus, sondern stellen Übergangsstadien vom männlichen zum weiblichen Ausbildungsgrad dar. Einige Beispiele[1]) mögen dieses beweisen.

Bei einem jungen „Manne“ beobachtete Schmorl im Innern auf der rechten Seite einen Hoden, der von außen fühlbar war, während links ein embryonales Ovarium lag, das mit der linken Tube eines Uterus verbunden war, welcher wiederum mit einer Scheide in Kommunikation stand. Diesen gemischten inneren Geschlechtsorganen entsprach äußerlich ein gut entwickelter, aber undurchbohrter Penis, bei dem die Ränder der Urogenitalrinne offen geblieben waren. Erinnerte dieser hypospadische Penis wegen seiner bedeutenden Ausbildung entschieden an das männliche Geschlecht, so waren doch an den äußeren Genitalien auch weibliche Charaktere zu erkennen, die sich in der Lage des Penis zwischen den ihn überragenden Genitalfalten und an der Behaarung des mons veneris zu erkennen gaben. Etwas anders lagen die Verhältnisse bei einem von Gast beschriebenen Fall von Hermaphroditismus verus bei einem totgeborenen Kinde. Hier war im Innern ein gespaltener, solider Uterus mit Tuben und Fimbrien vorhanden, auf dessen linker Seite ein bohnengroßes Ovarium mit Follikeln und Ovulis und außerdem ein erbsengroßer Hoden lag, während sich rechts überhaupt keine Keimdrüse vorfand. Außen war ein durchbohrter Penis mit geschlossener Urogenitalrinne vorhanden, neben welchem jederseits eine Skrotalfalte angedeutet war. Bei einem zwei Monate alten Schwein fand Reuter im Innern einen Uterus mit Hörnern und Tuben und links ein Ovarium mit Parovarium, während rechts ein Hoden mit Nebenhoden und vas deferens lag. Die äußeren Genitalien hatten einen „entschieden weiblichen Charakter“, doch war die Klitoris hypertrophisch entwickelt. Zwei andere Fälle sind von Spengel und darauf noch einmal eingehender von Garth beschrieben worden. Hier waren Hoden und Eierstock nicht getrennt, sondern jederseits in einer Zwitterdrüse vereinigt. Das Geschlechtsglied der äußeren Genitalien wird in dem einen Falle als „verkümmerter, stark gewundener Penis“ und im anderen als „kräftige, gewundene Klitoris“ bezeichnet, was beides ungefähr auf dasselbe hinauskommt.

Die Beispiele ließen sich noch beträchtlich an Zahl vermehren, doch dürften die angeführten genügen, um zu zeigen, dass bei wahrem Hermaphroditismus die äußeren Genitalien nie einen vollendeten weiblichen oder männlichen Habitus repräsentieren, sondern ebenfalls gemischt sind.

---

[1]) Ich wähle hier nur unter solchen aus, welche mir genau genug untersucht zu sein scheinen.

Da man nun aber vielleicht noch geneigt sein könnte, die gemischte, also unvollkommen männliche Entwicklung der äußeren Genitalien nicht auf die gemischten Geschlechtsdrüsen kausal zu beziehen, sondern beide Erscheinungsreihen von einem dritten Faktor für abhängig zu erklären, so muss ich an einigen Beispielen darauf hinweisen, dass bei Hermaphroditismus verus mit dem Hervortreten einer Geschlechtsdrüse auch der entsprechende Charakter an den äußeren Genitalien deutlicher hervortritt, was doch wohl für eine kausale Abhängigkeit beider Bildungen spricht.

An erster Stelle will ich hier einen interessanten Bericht erwähnen, den Messner im Jahre 1892 über ein Individuum der Öffentlichkeit übergeben hat, welches damals noch in Mainz lebte und als Mann verheiratet war. Dasselbe besaß einen gut entwickelten, hypospadischen Penis, jedoch kein Skrotum. Die Geschlechtsdrüsen lagen im Leistenkanal, und zwar konnte man rechts einen deutlichen Hoden mit Nebenhoden fühlen, während man über das Geschlecht der linken Keimdrüse in Zweifel sein konnte. Außerdem gelang es, durch Tasten vom Rektum und von außen aus im kleinen Becken das Vorhandensein eines anderen kirschengroßen Organs festzustellen. Interessant ist nun, dass das betreffende Individuum sowohl Samenergießungen wie Menstruationen hatte.[1]) Messner konnte zwar in dem Samen keine Spermatozoen nachweisen, sondern nur zellige Elemente verschiedener Art, giebt aber an, dass aus der Ehe ein Kind hervorgegangen ist, welches im dritten Lebensjahre starb. Falls hier nicht das Kind eines anderen Mannes vorliegt, muss der Samen wenigstens bei dieser einen Begattung doch wohl echte Spermatozoen enthalten haben. Dass aber die als Menstruationen gedeuteten Blutungen wirklich diesen Namen verdienten, geht daraus hervor, dass sie sich seit zehn Jahren regelmäßig alle 28 Tage wiederholen. Wie die Samenergüsse beweisen, wog bei diesem Hermaphroditen jedenfalls das männliche Geschlecht in den Keimdrüsen vor, und Hand in Hand damit zeigten auch die äußeren Genitalien bis auf das fehlende Skrotum männlichen Habitus, während allerdings im übrigen wegen der entwickelten Brüste und wegen des weiblichen Kehlkopfes der weibliche Typus vorherrschte.

Auch bei dem von Schmorl beschriebenen Hermaphroditen, von welchem bereits oben die Rede war, übertraf die Ausbildung der männlichen Keimdrüse bei weitem die der weiblichen, und

---

[1]) Gleiches wurde in den sechziger Jahren an einem Individum beobachtet, welches als Katharina Hohmann geboren wurde und als verheirateter Carl Hohmann starb. Vergl. Reuter pag. 39 u. 40. Man wird dort sehen, dass in diesem Falle die „Menstruationen“ von Ahlfeld in Zweifel gezogen werden.

deshalb — so darf man vielleicht schließen — war auch der Habitus der äußeren Genitalien mehr männlich.

Ein ausgezeichnetes, hierher gehöriges Beispiel von Hermaphroditismus verus bilateralis hat Becker[1]) bei einem Schweine beschrieben. Es handelt sich um einen Fall von Zwitterbildung, der mit den beiden von Spengel und Garth beschriebenen die größte Ähnlichkeit hat. Rechts und links war eine echte Zwitterdrüse mit einem Hoden- und Ovarienteil vorhanden, von denen nur letzterer gut entwickelt war. Dem Übergewicht des weiblichen Geschlechts im Innern entsprach die Ausbildung der äußeren Genitalien, welche bis auf die penisartige, aber nicht perforierte, solide Klitoris als weiblich zu bezeichnen waren.

Endlich mag noch der Befund Guinard's bei „einer jungen Ziege“ erwähnt werden, welche äußerlich wenigstens ganz einer solchen glich, obwohl im Innern neben zwei normal entwickelten Ovarien zwei atrophierte Testikel aufgefunden wurden. Der Güte der Ausbildung der ersteren entsprach auch hier der weibliche Charakter der äußeren Geschlechtsteile.

Trotzdem die Fälle von scheinbarem Hermaphroditismus anfangs entschieden gegen einen Kausalzusammenhang von Geschlechtsdrüsen und äußeren Geschlechtsorganen zu sprechen schienen, hat es also nunmehr den Anschein, als ob ein solcher Zusammenhang doch bestünde. Diese hypothetische Abhängigkeitsbeziehung näher zu analysieren und die scheinbar widerstreitenden Thatsachen unter einen Hut zu bringen, soll die Aufgabe des Folgenden sein.

1. Als erste Regel dürfte sich aus dem angeführten Thatsachenmaterial diese ergeben: Die Anwesenheit weiblicher Geschlechtsdrüsen verhindert die Entwicklung der äußeren Genitalien bis zum männlichen Typus.

2. Da Individuen mit Ovarien, aber mit Genitalien von ziemlich männlichem Habitus vorkommen, so bedarf die erste Regel einer Einschränkung: Die Ovarien müssen nämlich in einem bestimmten Zeitpunkt hemmend eingreifen; können sie dies nicht, indem sie sich noch nicht bis zu dem wirkungsfähigen Stadium entwickelt haben, so beginnen sich die Anlagen zu dem männlichen Typus weiter zu entwickeln. Wie weit die Ausbildung des männlichen Typus geht, hängt vielleicht zum Teil (sicher nicht nur!)[2]) davon ab, wann das wirkungsfähige, die männlichen Charaktere unterdrückende Stadium erreicht wird.

3. Aus der zweiten Schlussfolgerung geht ohne weiteres hervor,

[1]) Beobachtungen über einen im wesentlichen ähnlichen Fall haben Kopsch und Szymonowicz mitgeteilt.

[2]) Wegen des unter 4. folgenden Satzes.

dass die Ausbildung des männlichen Typus auch ohne Hoden mehr oder weniger weit vor sich gehen kann.

4. Zur vollständigen normalen Ausbildung der äußeren männlichen Genitalien ist aber die Anwesenheit normaler männlicher Keimdrüsen während der in Frage kommenden Entwicklungsperiode notwendig, wie aus den oben angeführten Beispielen zu ersehen ist. Die Betonung der Notwendigkeit des Vorhandenseins normaler Testikel während einer bestimmten Phase ist durch die Thatsachen gerechtfertigt, dass sich z. B. hypospadische Penise und andere Abnormitäten der äußeren männlichen Geschlechtsorgane nie in späterer Zeit noch nachträglich der Norm genähert haben.

5. Übrigens dürfte auch zu absolut normaler und vollständiger Ausbildung der äußeren weiblichen Genitalien die Anwesenheit normaler Ovarien in einem bestimmten Zeitpunkt der Entwicklung erforderlich sein. Diesem Satze und dem unter 3. aufgestellten widerspricht aber das oben erwähnte Vorkommen von Individuen mit äußerlich weiblichen, aber innerlich männlichen Genitalien. Nun wurden zwar die Hoden in solchen Fällen atrophiert befunden; da sich aber nach dem 3. Satze die männlichen Genitalien auch ohne jeden Hoden mehr oder weniger weit entwickeln können, so sollte man erwarten, dass die äußeren Geschlechtsorgane auch bei Anwesenheit von atrophierten Hoden wenigstens einen gewissen Ansatz zur Erreichung des männlichen Typus machen würden. Dass sie dieses mitunter nicht zu thun scheinen, wie z. B. der oben öfter citierte, von Polaillon beschriebene Fall lehrt, davon kann man folgende zwei Auffassungsmöglichkeiten aufstellen:

Die erste von diesen geht von unserer Schlussfolgerung aus, dass der Anlage der äußeren Genitalien an und für sich auch ohne Beeinflussung durch die Hoden eine gewisse Tendenz zur Erreichung des männlichen Ausbildungsgrades zukommt, und dass die Ovarien die Fähigkeit besitzen, diese Tendenz im weiblichen Geschlecht zu unterdrücken, so dass die äußeren Genitalien hier auf einer niedrigeren Ausbildungsstufe stehen bleiben. Um nun die Fälle, wo atrophierte Hoden mit äußeren Geschlechtsorganen von weiblichen Habitus einhergehen, mit dem vorstehenden in Einklang zu bringen, müsste man annehmen, dass die Tendenz der Genitalanlage, sich ohne Zuthun der Hoden dem männlichen Typus zu nähern, sehr großen individuellen Schwankungen unterworfen ist, so dass bisweilen bei Atrophiertsein oder gänzlichem Fehlen der Hoden gar kein oder nur ein geringfügiger Ansatz zur Entwicklung über den Ausbildungsgrad der weiblichen Genitalien hinaus gemacht wird.

Die zweite Möglichkeit, die scheinbar widerstreitenden Thatsachen unter einen Hut zu bringen, würde in der Annahme bestehen, dass atrophierte Geschlechtsdrüsen annähernd dieselbe Wirkung auf die von ihnen abhängigen Organe haben wie die normalen Drüsen des entgegengesetzten Geschlechts. Atrophierte Hoden würden also die Ausbildung der äußeren Genitalien nach dieser Annahme ungefähr in derselben Weise beeinflussen können wie normale Ovarien, d. h. sie würden die Entstehung der äußeren männlichen Geschlechtsorgane verhindern und nur die Ausbildung des weiblichen Typus zulassen, während atrophierte Ovarien gerade umgekehrt, also annähernd wie normale Hoden wirken würden. Da wir oben sahen, dass bei falschem Hermaphroditismus das den inneren Keimdrüsen entgegengesetzte Geschlecht in den äußeren Genitalien wohl nie ganz vollständig zur Ausbildung gelangt, so können wir natürlich nur von einer annähernd gleichen Wirkung von atrophierten Keimdrüsen und normalen des entgegengesetzten Geschlechts sprechen. Die Thatsache, dass sich die äußeren Geschlechtsorgane bei Vorhandensein abnormer Keimdrüsen mehr oder weniger dem Typus des entgegengesetzten Geschlechts nähern können, würde demnach nach dieser zweiten Auffassung eine ganz andere Auslegung erfahren, indem die Tendenz der Anlage der äußeren Genitalien, sich an und für sich bis zu einem gewissen Grade nach dem männlichen Habitus hin zu entwickeln, in Wegfall kommen würde. An Stelle unseres dritten Satzes, dass die Ausbildung des männlichen Typus auch ohne Hoden mehr oder weniger weit vor sich gehen kann, müsste dann der andere Satz treten, dass atrophierte Keimdrüsen ähnlich wirken wie normale des entgegengesetzten Geschlechts. Eine ähnliche Betrachtungsweise könnte man auch im vorhergehenden Kapitel über die ursächlichen Beziehungen zwischen Geschlechtsdrüsen und sekundären Sexualcharakteren einführen; ich muss jedoch gestehen, dass ich mich nicht recht mit dem Gedanken befreunden kann, dass eine atrophierte Geschlechtsdrüse ähnliche Wirkung wie eine normale des entgegengesetzten Geschlechts haben soll.

Vergleichen wir vorstehende allgemeine Erörterungen mit jenen im vorhergehenden Kapitel, so zeigt sich, dass wir dort, wo es sich um die kausalen Beziehungen zwischen Keimdrüsen und sekundären Sexualcharakteren handelte, ungefähr zu denselben Schlüssen wie hier bei Betrachtung des mutmaßlichen formativen Zusammenhanges zwischen Geschlechtsdrüsen und äußeren Geschlechtsorganen gelangt sind. Ein Unterschied tritt jedoch deutlich hervor, es ist dieses nämlich die Wichtigkeit des Zeitpunktes, an den der formative Einfluss der Geschlechtsdrüsen bei der Ausbildung der äußeren

Genitalien gebunden ist. Daraus geht hervor, dass die übrigen Bedingungen, an welche die Reaktionsfähigkeit der betreffenden Körperstellen auf den formativen Reiz der Geschlechtsdrüsen gekettet ist, nur in einem bestimmten Entwicklungsstadium realisiert sind, während z. B. bei Hühnern und Cerviden die sekundären Charaktere des entgegengesetzten Geschlechts im Gegensatz zum Menschen[1]) noch im späten Alter auftreten können. Auch die Reife der Geschlechtsdrüsen ist für die Entwicklung der äußeren Genitalien, welche ja im embryonalen Leben entstehen, im Gegensatz zur Ausbildung der sekundären Sexualcharaktere nicht erforderlich.

c) Der mutmassliche Einfluss der Geschlechtsdrüsen auf die Ausbildung der Leitungswege.

Bekanntlich weist das Urogenitalsystem im geschlechtlich indifferenten Stadium jederseits zwei Gänge auf, einmal nämlich den Wolff'schen (Urnieren-) Gang und sodann den Müller'schen. Je nachdem sich die indifferenten Keimdrüsen zu Hoden oder Ovarien weiter entwickeln, bilden sich — wie ebenfalls allgemein bekannt ist — entweder die Wolff'schen oder die Müller'schen Gänge weiter aus, während die anderen Rückbildung erfahren. Im männlichen Geschlechte wandelt sich nämlich der Wolff'sche Gang jederseits zum Samenleiter und seinen Derivaten um, während der Müller'sche bis auf seine beiden Enden (Morgagni'sche Hydatide und Vesicula prostatica seu Uterus masculinus) zurückgebildet wird. Umgekehrt gestaltet sich beim Weibe der Müller'sche Gang weiter aus, indem er jederseits die Tuba Fallopiae und durch Verschmelzung mit dem Gang der anderen Seite den Uterus und die Vagina liefert. Die Wolff'schen Gänge bilden sich dagegen im weiblichen Geschlechte zurück oder bleiben bei verschiedenen Säugetieren als sogenannte Gärtner'sche Gänge erhalten.

Welche Ursachen bewirken es nun, dass im männlichen Geschlecht der Wolff'sche Gang zur weiteren Ausbildung gelangt und der Müller'sche verkümmert, während es im weiblichen Geschlecht gerade umgekehrt ist? Liegt hier ebenfalls eine formative Beeinflussung der betreffenden Anlagen durch die jeweilig zur Entwicklung gelangenden Keimdrüsen vor? Wir wollen sehen, ob die bei höheren Säugetieren häufig beobachteten Missbildungen uns Mittel zur Entscheidung der Frage in die Hand geben.

Zunächst mögen jene Thatsachen angeführt werden, welche gegen eine formative Beziehung zwischen Keimdrüsen und Leitungswegen zu sprechen scheinen.

---

[1]) Vergl. oben pag. 76.

An erster Stelle muss ich hier jene von Follin beschriebene Missbildung erwähnen, welche nach Lilienfeld „evident beweist, dass zum gänzlichen Verschwinden des Wolff'schen Apparats und gleichzeitig zur vollen Ausbildung des Müller'schen das Vorhandensein eines Eierstockes durchaus nicht notwendig ist“ (pag. 56). Es ist mir unbegreiflich, wie Lilienfeld diesen Satz angesichts der Beschreibung, die er drei Seiten weiter von dem Follin'schen Falle giebt, niederschreiben konnte, zumal er selbst einige kritische Bemerkungen macht, die den Follin'schen Befund absolut nicht für „evident beweisend“ hinstellen. Das betreffende Individuum, welches 18 Jahre lang für eine Frau gehalten, dann aber für einen Mann erklärt worden war, besaß eine Scheide und einen wohl entwickelten Uterus, von den Vasa deferentia und den Samenblasen fehlte dagegen jede Spur. Von den Keimdrüsen war nur eine auf der linken Seite vorhanden, auf der auch die mit ausgebildeten Fransen endende Tube doppelt so lang war als die der rechten Seite. Follin bezeichnet diese Drüse zwar als Hoden, aber ohne genügenden Beweis, so dass selbst Lilienfeld seine Angabe in Frage zieht, zumal Nebenhoden und vas deferens gänzlich fehlten. Dieser oft citierte Fall ist also keineswegs dafür beweisend, dass die Wolff'schen Gänge zum Verschwinden und die Müller'schen zur Weiterentwicklung auch ohne Anwesenheit von Ovarien gebracht werden können.

Es giebt nun aber Beispiele von falschem Hermaphroditismus, welche wenigstens zeigen, dass bei Vorhandensein der Hoden, aber bei Fehlen der Ovarien es doch zur Ausgestaltung der Müller'schen Gänge zu Scheide, Uterus und Tuben kommen kann, ohne dass freilich zugleich die Vasa deferentia in Wegfall kämen.

Einen solchen Fall hat z. B. Raake bei einem Schwein beobachtet und nach mikroskopischer Untersuchung der Geschlechtsdrüsen genau beschrieben. An dem Präparat des Tieres fielen sofort die Scheide, der Uterus bicornis mit zwei mächtigen Hörnern auf, an deren Enden aber keine Ovarien, sondern Hoden mit Nebenhoden lagen, wie das mikroskopische Studium ergab. Die Hörner des Uterus spitzten sich schließlich in Tuben zu, welche beide blind endeten. Neben den weiblichen waren aber auch jederseits die männlichen Leitungswege, die Vasa deferentia, ausgebildet, die sich nahe an ihrer Mündung in den Urogenitalkanal zu wohl entwickelten Samenblasen erweiterten. Spermatozoen waren nicht aufzufinden. Zwei entsprechende, ebenfalls bei Schweinen aufgefundene Fälle wurden bereits zehn Jahre früher von Reuter genau beschrieben.

Einen ähnlichen Befund bei einem jungen Ziegenbock machte Blanc.[1]) Derselbe konstatierte nämlich neben den Ausführungs-

[1]) Citiert nach Guinard pag. 317.

gängen der Hoden, welche in den Hodensack hinabgestiegen waren, das Vorhandensein einer Scheide und eines Uterus bicornis, dessen Tuben von den Hoden mit in das Skrotum hinabgezogen worden waren. Bei einem anderen Exemplar, welches Guinard selbst genau beschrieben hat, waren die Hoden im Abdomen liegen geblieben. Die Uterushörner waren in diesem Falle ganz kurz und entbehrten der Tuben gänzlich; sie endeten übrigens ebenso wie die Tuben bei dem von Blanc beschriebenen Falle beide blind.

Raake hat im Anschluss an die Beschreibung seines oben erwähnten Befundes bei einem Schwein eine Zusammenstellung ähnlicher, beim Menschen beobachteter Fälle gegeben. Sie aufzuzählen, würde hier zu weit führen, ich will mich deshalb darauf beschränken, folgende Autoren, die u. A. solche Befunde mehr oder weniger genau beschrieben haben, anzuführen: Arnold, v. Franqué, Leuckart, Mayer, Nuhn, Winkler etc.[1]) Im letzteren Falle — um nur diesen herauszugreifen und kurz zu schildern — handelte es sich um einen Mann von 52 Jahren, dessen Penis klein und dessen Skrotum geschrumpft und ohne Hoden war. Solche fanden sich jedoch nebst Samenleitern und Samenblasen in der Bauchhöhle vor, in welcher außerdem eine Scheide und ein Uterus bicornis mit Tuben gefunden wurden. Von letzteren endete die linke Tube „mit zahlreichen Fimbrien frei in der Bauchhöhle", während die rechte verkümmert war. Gerade in umgekehrter Weise waren die Hoden entwickelt, d. h. es war der besser ausgebildete auf der rechten und der schlecht entwickelte auf der linken Seite vorhanden.

Es kann also thatsächlich bei alleinigem Vorhandensein der Hoden zur Weiterentwicklung der Müller'schen Gänge zu Vagina, Uterus und Tuben kommen.

Viel seltener scheinen nun aber die Fälle zu sein, wo bei Abwesenheit der Hoden, aber bei Vorhandensein der Ovarien auch die Wolff'schen Gänge erhalten bleiben. Mir persönlich ist eigentlich nur ein Fall bekannt, den nach Guinard's Angabe Colombier bei einem weiblichen Individuum gemacht hat, bei welchem im Ligamentum latum zwei Kanäle mit den Tuben parallel herliefen und an der Wurzel der Klitoris mündeten.

Es ist also klar, dass die Entstehung der Leitungswege nicht etwa durch die zugehörigen Geschlechtsdrüsen ausgelöst wird, sondern dass sich erstere auch ohne die letzteren zu entwickeln vermögen.

Man könnte hiernach der Meinung zuneigen, dass zwischen den Keimdrüsen und ihren Leitungswegen überhaupt jede kausale Beziehung ausgeschlossen sei, folgende Thatsachen zeigen aber, dass man dieses doch nicht ohne weiteres zugeben darf. An erster Stelle muss

[1]) Citiert nach Raake, wo reiche Litteraturangaben zu finden sind.

ich nämlich darauf hinweisen, dass der Regel nach in den Fällen, wo die weiblichen Geschlechtsgänge trotz alleinigem Vorhandensein der Hoden zur Ausbildung gelangen, die Tuben blind enden, also kein Ostium abdominale aufweisen. Dies war z. B. der Fall bei dem von Raake beschriebenen Pseudohermaphroditen, bei den beiden Exemplaren von entsprechender Organisation, welche Reuter untersuchte, ferner bei den Scheinzwittern, die Blanc und Guinard sezierten, und bei zahlreichen anderen ähnlichen Missbildungen der Leitungswege, die nicht zur Aufzählung kommen konnten. Nur sehr selten kommt es vor, dass die Tuben bei Abwesenheit von Eierstöcken durchgängig sind und durch ein mit Fimbrien versehenes Ostium in die Bauchhöhle münden. Reuter (pag. 18) erwähnt nur zwei solche Fälle, von denen der eine von Hesselbach, der andere von v. Franqué beim Menschen beobachtet wurde. Im ersteren Falle waren alle beiden Tuben, im letzteren dagegen nur die linke perforiert.[1]) Das dritte und letzte mir bekannte Beispiel ist das von Winkler, welches bereits oben erwähnt wurde. Hier war die rechte Tube obliteriert, während die linke mit zahlreichen Fimbrien frei in der Bauchhöhle endete.[2]) Trotz dieser seltenen Ausnahmen findet aber in der Regel keine vollständige, die Funktion ermöglichende Ausgestaltung der Tuben bei alleiniger Anwesenheit von Hoden statt, woraus zugleich folgt, dass hierzu das Vorhandensein von weiblichen Keimdrüsen erforderlich ist. Dieses geht auch aus folgenden Befunden an Missbildungen hervor.

Abgesehen von den beiden bereits erwähnten Fällen von Pseudohermaphroditismus hat Reuter auch einen Fall von Hermaphroditismus verus lateralis beim Schwein genau beschrieben. Das betreffende Tier besaß einen Uterus bicornis mit Tuben, von denen nur die linke vollkommen ausgebildet und mit einem Ostium abdominale versehen war und ausserdem zwei Vasa deferentia, von welchen im Gegensatz zu den Tuben nur das rechte wohl ausgebildet war, während sich von dem linken nur Reste vorfanden. Im Einklang mit dieser Beschaffenheit der Leitungswege stand jene der Geschlechtsdrüsen. Die rechte repräsentirte nämlich einen Hoden mit Nebenhoden, während links ein Ovarium und Parovarium vorhanden waren. Dieses Resultat weist also — wie auch Reuter hervorhebt — deutlich darauf hin, dass zur vollständigen Ausbildung der Geschlechtsgänge das Vorhandensein der betreffenden Geschlechtsdrüse — wenigstens hier beim Schwein — unbedingt notwendig ist, obwohl wir oben konstatieren konnten, dass auch ohne den Einfluss der entsprechenden Keimdrüsen eine Entwicklung der Geschlechtsgänge bis

[1]) Litteraturangaben findet man bei Reuter und Raake.
[2]) Citiert nach Raake.

zu einem gewissen Grade stattfinden kann. Aus der Zusammenstellung von **Raake** geht hervor, dass ein ganz ähnlicher, ebenfalls bei einem Schweine aufgefundener Fall von **Gurlt** beschrieben worden ist.

Ein entwicklungsfördernder Einfluss der Keimdrüsen auf die Ausbildung der Geschlechtsgänge ist also nicht zu bestreiten, obwohl ein entwicklungsauslösender ihnen nicht zukommt. Damit nun aber nicht stets die Leitungswege beiderlei Geschlechts — wenn auch die des einen nur in rudimentärer Art und Weise — zur Ausbildung gelangen, ist es notwendig, dass den Keimdrüsen auch ein hemmender Einfluss auf die Entwicklung der Geschlechtsgänge des entgegengesetzten Geschlechts eigen ist. Folgende Thatsachen weisen entschieden auf einen solchen hemmenden Einfluss, zum mindesten der Hoden, hin: Bereits im Jahre 1812 machte **Meckel** in der Beschreibung eines Ziegenzwitters mit rein männlichen Keimdrüsen, aber gemischten Geschlechtsgängen auf das auffallende Verhältnis aufmerksam, welches zwischen der Ausbildung des Hodens und des Uterushornes derselben Seite bestand. Auf der rechten Seite war nämlich ein großer Hoden und ein kleines Uterushorn und auf der linken ein großes Uterushorn und ein kleiner Hoden vorhanden. Diese umgekehrte Proportionalität zwischen Ausbildungsgrad der Hoden und der weiblichen Geschlechtsgänge bei Scheinzwittern hat sodann **Lilienfeld** scharf betont, der außerdem zwei neue Beispiele dafür anzuführen imstande war. Sie beziehen sich ebenfalls auf männliche Ziegenzwitter mit gemischten Geschlechtswegen. Das Verhältnis der Größe der Hoden zu derjenigen der Uterushörner ist am besten aus den Zahlenangaben **Lilienfeld's** ersichtlich (l. c. pag. 53 u. 54).

I. Fall.

	Rechte Seite.	Linke Seite.
Uterushorn	(Vorwaltend männlich). Länge = 11 cm; Durchm. an der Basis = 39 mm.	(Vorwaltend weiblich). Länge = 22 cm; Durchm. an der Basis = 50 mm.
Tube	Fehlt gänzlich.	Rudimentär vorhanden, stellt einen dünnen hohlen Strang dar, der in den Überzug des Hodens übergeht.
Hoden	30 mm Durchm., kugelrund.	19 mm Durchm., geplattet und oval.
Nebenhoden	Stark entwickelt, namentlich der Kopf.	Sehr unbedeutend und der Kopf kaum hervortretend.

II. Fall.

Uterushorn	Länge = $3^1/_2$ cm; Durchm. an der Basis = 16 mm.	Länge = 11 cm; Durchm. an der Basis = 27 mm.
Tube	Fehlt auf beiden Seiten.	
Hoden	33 mm Durchmesser	15 mm Durchmesser
Nebenhoden	Sehr ansehnlich.	Verschwindend klein.

Zwei weitere Beispiele bieten die beiden Scheinzwitter, welche Reuter vom Schwein beschrieben hat. Auch hier trat auf der linken Seite der weibliche Charakter deutlicher hervor als auf der rechten, indem in dem einen Falle das linke Uterushorn besser entwickelt war als das rechte und im anderen sich sogar links eine Tube vorfand, welche rechts vollkommen fehlte. Hand in Hand damit ging eine bessere Entwicklung der Hoden auf der rechten als auf der linken Seite.

Endlich sei noch darauf hingewiesen, dass der von Winkler beschriebene Scheinzwitter vom Menschen ebenfalls auf der linken Seite einen schlechter entwickelten Hoden als auf der rechten besaß, wo dagegen die Tube des Uterus obliteriert war, während die linke mit zahlreichen Fimbrien frei in der Bauchhöhle endete.

Je besser die Hoden entwickelt sind, desto mehr wird also die Ausbildung der weiblichen Geschlechtsgänge gehemmt. Außer der positiv befördernden Wirkung, welche die männlichen Geschlechtsdrüsen auf Ausbildung der Vasa deferentia ausüben, kommt demnach den Hoden noch ein negativ hemmender Einfluss auf die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsgänge zu. Dieser negativ hemmende Einfluss muss aber bei normalem Verlauf der Ontogenese sogar ein gänzlich unterdrückender sein, da im männlichen Geschlecht normalerweise überhaupt nichts vom weiblichen Uterus mit seinen Tuben angelegt wird, wenn wir von dem Uterus masculinus und der Morgagni'schen Hydatide absehen.

Hierzu sei noch erwähnt, dass auch die beiden wahren Hermaphroditen, welche J. E. V. Boas[1]) vom Reh beschrieben hat, treffliches Beweismaterial für die hemmende Wirkung der Hoden auf die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsgänge liefern. Beide Hermophoditen besaßen nämlich rechts ein Ovarium, welches bei dem einen Tier sogar reif war, und links einen atrophischen Hoden, und Hand in Hand damit ging links ein kurzes, rudimentäres Uterushorn ohne Eileiter und rechts ein normales, langes mit Eileiter.

Wie können wir nun aber die Thatsache vom hemmenden Einfluss der Hoden auf die Ausbildung der weiblichen Geschlechtsgänge mit jener anderen, zu Anfang erwähnten vereinigen, dass es Scheide, Uterus und Tuben bei alleinigem Vorhandensein von Testikeln trotz alledem bis zu einem verschieden hohen Ausbildungsgrad bringen können? Ich glaube, dass wir diese beiden, sich scheinbar widersprechenden Thatsachen durch die Annahme unter einen Hut bringen können, dass sich der hemmende Einfluss der männlichen Keimdrüsen zu einem bestimmten Zeitpunkt der Entwicklung geltend

[1]) Citiert nach Rörig (1, pag. 400).

machen muss, oder mit anderen Worten, dass die letzteren zu einem bestimmten Zeitpunkt das aktionsfähige Stadium erreicht haben müssen, da sonst sämtliche Bedingungen, die zu einer radikalen Unterdrückung der spezifisch weiblichen Geschlechtsgänge erforderlich sind, nicht mehr vorhanden sind, und die Unterdrückung somit nicht mehr oder nur unvollkommen gelingt.

Ebenso wie die Hoden einen hemmenden Einfluss auf die Ausbildung der weiblichen Geschlechtsgänge besitzen, müssen wir auch den Eierstöcken eine solche Wirkung auf die Samenleiter und ihre Annexe zuschreiben. Der bereits oben erwähnte Fall von Hermaphroditismus lateralis, den Reuter bei einem Schweine beschrieben hat, weist entschieden darauf hin. Während nämlich auf der rechten (Hoden-) Seite ein wohl entwickeltes Vas deferens vorhanden war, fanden sich auf der linken (Ovarium-) Seite nur Reste davon vor.

Kommen in einem Individuum beiderlei Geschlechtsdrüsen vor, wie dies bei Hermaphroditismus verus bilateralis der Fall ist, so wird der Ausbildungsgrad der Geschlechtsgänge von der Entwicklungsstufe abhängen, welche die Keimdrüsen in dem kritischen Moment, wo sie hemmend oder fördernd eingreifen müssen, erreicht haben. Es werden infolgedessen entweder die Derivate der Wolffschen oder der Müller'schen Gänge vorherrschen oder es werden beide sich die Wage halten, je nachdem die männlichen oder die weiblichen Keimdrüsen mehr ausgebildet oder beide annähernd gleich entwickelt sind.

Im Anschluss hieran muss ich auf eine eigentümliche Gesetzmäßigkeit aufmerksam machen, welche Lilienfeld (pag. 54) bei different ausgebildeten Geschlechtsgängen der rechten und linken Seite glaubte aufgefunden zu haben, indem er darauf hinwies, dass in den Fällen von Scheinhermaphroditismus, wo nur Hoden vorhanden, aber Scheide, Uterus und Annexe trotzdem angelegt sind, falls überhaupt Verschiedenheiten auf beiden Seiten konstatiert wurden, stets auf der linken Seite die Ausbildung der weiblichen Geschlechtsgänge besser als auf der rechten war. In der That trifft dieses für die Fälle zu, welche Meckel, Lilienthal und nach letzterem auch Mayer und Leuckart beobachtet haben. Auch Reuter konstatierte bei seinen beiden Scheinzwittern die gleiche Thatsache, und selbst bei dem von Winkler beschriebenen Fall beim Menschen war die linke Tube wohl entwickelt, die rechte dagegen obliteriert, so dass also auch hier das weibliche Geschlecht auf der linken Seite mehr hervortrat. Wenn man sich nun noch erinnert, dass bei dem von Reuter beschriebenen Schweinezwitter das Ovarium und die ausgebildete Tube auf der linken Seite lag,

und dass der hermaphroditische Finke Weber's links weiblich war, so könnte man in der That glauben, dass hier eine eigentümliche, zunächst allerdings noch rätselhafte Gesetzmäßigkeit vorläge, wenn sich die Sache bei den beiden, oben schon erwähnten Rehzwittern von Boas nicht gerade umgekehrt verhielte, d. h. die rechte Seite nicht weiblich und die linke nicht männlich gewesen wäre.

Endlich muss ich noch auf die Möglichkeit einer kausalen Beziehung zwischen äußeren Genitalien und Geschlechtsgängen zu sprechen kommen, da sich bei Reuter (pag. 20) folgender Passus vorfindet: „Die Bildung der äußeren Genitalien richtet sich ganz nach der Entwicklung der Müller'schen Gänge. Je mehr dieselben sich zum vollständigen weiblichen Genitalkanal ausbilden, desto mehr bleiben die äußeren Genitalien, besonders der Penis in der Entwicklung zurück und nähern sich dem weiblichen Typus". Ich will diese Thatsache keineswegs bestreiten, sondern will nur davor warnen, von ihr auf eine kausale Beziehung zwischen äußeren Genitalien und Leitungswegen zu schließen, da mir beide in ihrer Ausbildung vielmehr von einer dritten Größe, nämlich von der Beschaffenheit der Geschlechtsdrüsen abhängig zu sein scheinen, wie ja im vorstehenden lang und breit erörtert worden ist. Übrigens scheinen mir auch jene beim Menschen beobachteten Fälle von Scheinhermaphroditismus gegen eine kausale Abhängigkeit der äußeren Genitalien von den Leitungswegen zu sprechen, wo im Innern gerade entgegengesetzte Keimdrüsen und Geschlechtsgänge vorhanden waren, als man nach der Beschaffenheit der äußeren Organe erwarten sollte. Verschiedene Beispiele hierfür haben wir oben angeführt.

Werfen wir nun zum Schlusse noch einmal einen Blick auf die allgemeinen Resultate zurück, zu denen wir in diesem Abschnitte über die Geschlechtsgänge gekommen sind, so finden wir, dass dieselben im wesentlichen denen gleichen, welche wir in den Paragraphen über die äußeren Genitalien und über die sekundären Sexualcharaktere gewonnen haben. Dieselben lauten:

1. Die Geschlechtsgänge können sich auch ohne das Vorhandensein der zugehörigen Keimdrüsen mehr oder weniger weit von selbst entwickeln; ihre Entstehung wird nicht durch die Drüsen ausgelöst.

2. Zur vollständigen normalen Ausbildung ist aber die Anwesenheit der Geschlechtsdrüsen notwendig.

3. Neben diesem fördernden Einfluss auf die Ausbildung der zugehörigen Leitungswege üben die Geschlechtsdrüsen einen hemmenden auf die Gänge des entgegengesetzten Geschlechtes aus.

4. Der formative Einfluss der Geschlechtsdrüsen auf die Geschlechtsgänge ist in seiner Wirkung an ein bestimmtes Entwicklungsstadium gebunden.

---

d) Über die Art und Weise der Beeinflussung der sekundären Sexualcharaktere, der äusseren Genitalien und der Geschlechtsgänge durch die Keimdrüsen.

Wollen wir uns eine Vorstellung von der Art und Weise machen, wie die Geschlechtsdrüsen die Ausbildung der sekundären Sexualcharaktere, der äußeren Genitalien und der Geschlechtsgänge beeinflussen, so sind zwei Möglichkeiten gegeben. Einmal könnte man nämlich annehmen, dass die Geschlechtsdrüsen spezifische Stoffe an das Blut abgeben[1]), welche die Ausbildung der mit ihnen in Beziehung stehenden Organe und Gewebe formativ beeinflussen, und sodann wäre es möglich, dass diese formative Beeinflussung nicht durch das Blut, sondern auf eine andere, zunächst allerdings ganz unbekannte Art und Weise vermittelt wird. Natürlich wird man die erstere der beiden Alternativen für die wahrscheinlichere halten, zumal viele einen analogen Fall in der Wirkung des Schilddrüsensekretes auf verschiedene Organe und Gewebe des Körpers erblicken werden. Auch die von Ribbert aufgedeckte, wichtige Thatsache, dass die Milchdrüsen des Meerschweinchens, wenn sie an unrechte Orte transplantiert worden sind, doch bei Schwangerschaft zu funktionieren beginnen, zeigt, dass der Anstoß dazu durch den Blutstrom vermittelt werden dürfte. Es ist deshalb nicht zu verwundern, dass die Ansicht von der Wirkung der Geschlechtsdrüsen auf die von ihnen abhängigen Gestaltungsprozesse durch an das Blut abgegebene Stoffe bereits von verschiedenen Forschern, von Emery, Hertwig, Kassowitz, Kurella, Loeb (2) Samuel und vielleicht noch anderen ins Auge gefasst worden ist. Der letztere dieser sechs Forscher steht allerdings der Frage nicht ohne Bedenken gegenüber, und auch wir sind sehr im Zweifel, ob die so naheliegende Annahme wirklich das Richtige trifft, wie aus folgendem hervorgeht.

Der von Max Weber beschriebene Finke besaß auf der linken Seite ein weibliches und auf der rechten ein männliches Gefieder

---

[1]) Wenn man hierbei an die sécrétion interne Brown-Séquard's erinnert, so misst man eigentlich dessen Gedanken zu viel Bedeutung bei, da man auch ohne dieselben darauf gekommen wäre, die formative Beeinflussung der von den Keimdrüsen abhängigen Bildungsprozesse durch Stoffe, welche von den ersteren ins Blut abgeschieden werden, vermittelt zu denken. Vergl. Samuel pag. 297 ff und ferner die ergötzlichen Auslassungen Rieger's über die „Sudelköcherei" der Organsafttherapie (l. c. pag. 67 ff.).

und im Innern links ein Ovarium, rechts aber einen Hoden. Wenn die Keimdrüsen wirklich Stoffe in das Blut abscheiden würden, welche die sekundären Geschlechtsmerkmale formativ beeinflussen, so hätte das Gefieder nicht links weiblich und rechts männlich sein dürfen, sondern hätte auf beiden Seiten gemischt sein müssen, da die mutmaßlichen formbildenden Stoffe durch den Blutstrom überallhin befördert werden. In diesem Falle versagt also die Hypothese von der inneren Sekretion vollständig.

Auch der von Reuter beschriebene, bereits öfter citierte Fall von Hermaphroditismus verus lateralis beim Schwein spricht nicht dafür. Hier entsprach nämlich dem nur links vorhandenen Ovarium eine nur links vorhandene vollständig ausgebildete Tube, während diejenige auf der rechten, der Hoden-Seite rudimentär war. Falls das Ovarium wirklich Stoffe an das Blut abgiebt, welche die Ausbildung der Geschlechtsgänge formativ beeinflussen, hätte sich die rechte Tube ebenso vollständig ausbilden müssen.

Dieselben Erörterungen lassen sich an die beiden, von Boas beobachteten, bereits oben (pag. 94) erwähnten Fälle von wahrem Hermaphroditismus beim Reh anknüpfen. Bei denselben war nämlich der Eileiter auch nur auf der Seite normal entwickelt, auf der sich das Ovarium befand.

Man könnte nun einwenden, dass in diesen Fällen die Hypothese der inneren Sekretion nicht zu Recht bestände, dass sie aber bei anderen Tieren und speziell auch beim Menschen doch richtig sein könne. Einen direkten Gegenbeweis gegen die letztere Annahme kann ich nun freilich nicht liefern, wohl aber einen indirekten. Abgesehen von den sekundären und primären weiblichen Sexualcharakteren und den Geschlechtsgängen ist nämlich noch ein anderer Prozess von den Ovarien abhängig, die Menstruation. Dass dieselbe nicht einfach durch den Reiz des aus dem Ovarium ausgetretenen Eies auf die Uterusschleimhaut ausgelöst wird, geht wie Bunge (pag. 338) mit Bezug auf Angaben Strassmann's richtig bemerkt, daraus hervor, dass die Menstruationen auch bei beiderseits verschlossenen Tuben, wenn nur Ovarien vorhanden sind, stattfinden. Eine Auslösung durch chemische Stoffe, welche von den Ovarien ans Blut abgegeben werden, hält Bunge deshalb nicht für ausgemacht, weil nach Gusserow zwei Mädchen, die mit dem Rücken miteinander verwachsen waren, sehr häufig zu verschiedenen Zeiten menstruierten, „obwohl die Sektion zeigte, dass die Bauchgefäße beider miteinander kommunizierten, dass also die Cirkulation bei beiden gemeinsam war“. Wenn aber der Prozess der Menstruation nicht durch Stoffe, die von den Ovarien ans Blut abgegeben werden, ausgelöst wird, so ist es fraglich, ob diese Art

und Weise der Beeinflussung von Prozessen durch die Ovarien überhaupt vorkommt. Man wird bei künftigen Untersuchungen von menschlichen Missbildungen im Bereich der Sexualorgane und der davon abhängigen Bildungen darauf zu achten haben, ob sie Beweise für oder gegen die Hypothese von der formativen Beeinflussung der von den Geschlechtsorganen abhängigen Bildungsprozesse durch Stoffe, die von ersteren an das Blut abgegeben werden, zu Tage fördern.[1]) Hier sei nur noch erwähnt, dass bei eventuell gänzlicher Widerlegung der Hypothese von den im Blute kreisenden, formativ wirkenden Stoffen dann trotzdem noch nicht zugleich die Richtigkeit der Vermittelung durch das Nervensystem bewiesen ist, was manche Forscher, z. B. Samuel, anzunehmen scheinen, da sehr wohl noch andere Möglichkeiten der Vermittelung denkbar sind.

---

6. Ist die Wirkung der Schilddrüse als formative Reizwirkung aufzufassen?

Im Anschluss an den formativen Einfluss, welchen die Geschlechtsorgane auf verschiedene Organe und Gewebe des Körpers ausüben, will ich kurz auf den Einfluss der Schilddrüse oder vielmehr auf den Einfluss, welchen das Fehlen der Schilddrüse auf die Organe und Gewebe des Körpers ausüben soll, zu sprechen kommen. Die Veränderungen, welche mit den operierten Tieren nach Ent-

[1]) Samuel hat deswegen Bedenken gegen die Hypothese der inneren Sekretion, weil sich der Einfluss einseitig kastrierter Cerviden nur auf der betreffenden Seite geltend machen soll. Ich habe auf diesen „Beweis“ verzichtet, da nach Rörig (1) die Frage nach der Richtung, in welcher einseitige Kastration die Geweihbildung beeinflusst, noch nicht geklärt ist. Die bis jetzt vorhandenen Thatsachen zeigen immerhin, dass der Satz Samuel's: „Ja einseitig verschnittene Hirsche und Rehe setzen nur noch Geweihe auf der unversehrten Seite auf“ in dieser Allgemeinheit ausgesprochen sicher falsch ist, denn nach Rörig's Angabe setzten z. B. zwei Damhirsche, von denen der eine links und der andere rechts von Philip de Gray Egerton kastriert worden war, nichtsdestoweniger Geweihe auf beiden Seiten auf „und zwar ohne irgend welchen Unterschied zwischen der rechten und linken Stange“. Diese Thatsache könnte man also eher zur Begründung der Hypothese von der Beeinflussung der sekundären Sexualcharaktere durch innere Sekrete der Keimdrüsen benutzen, doch fehlen leider die Angaben über das Alter der Hirsche, welches eine wesentliche Rolle bei den Erfolgen der Kastration spielt. Auch der anderen Thatsache, auf welche sich Samuel bei seinen Bedenken gegen die Hypothese von der inneren Sekretion stützt, stehen nach Rörig andere gegenüber. Vauthier fand nämlich bei zwei Hirschen, bei denen das Geweih der einen Seite atrophiert war, auch den Hoden derselben Seite infolge einer Schusswunde atrophisch vor. Neben diesen Befunden erwähnt Rörig jedoch andere, die ebenfalls bei Cervus elaphus gemacht wurden, bei denen sich aber eine transversale Wirkung des atrophierten Hodens bemerkbar machte.

fernung der Schilddrüse vor sich gehen, sind sehr mannigfaltiger Natur. Tritt nicht nach verhältnismäßig kurzer Zeit infolge von Krämpfen der Tod ein, so lassen sich morphologische Veränderungen an der Haut und am Unterhautbindegewebe (Myxoedem, namentlich von Horsley an Affen beobachtet), am Knochengerüst, das nach F. Hofmeister bei jungen Kaninchen in der Entwicklung zurückbleibt (Chondrodystrophia thyreopriva), an der Hypophyse (namentlich Rogowitsch) etc. konstatieren, wozu außerdem eine Abnahme der geistigen Regsamkeit, ein Apathischwerden der operierten Individuen kommt. Diese verderblichen Folgen der Thyreoidektomie sollen aber ausbleiben oder sich rückgängig machen lassen, wenn den Tieren Schilddrüsensubstanz oder Thyrojodin, welches bekanntlich nach Baumann der wirksame Bestandteil der letzteren ist, auf irgend eine Weise zugeführt wird. Alle diese Angaben sind natürlich von dem allerhöchsten Interesse, selbst wenn man von der merkwürdigen kompensatorischen Hypertrophie der Hypophyse, welche für die Schilddrüse vikariierend einspringen sollte, gänzlich absieht, da diese Ansicht von Anfang an doch auf allzu schwachen Füßen stand. Leider sind nun aber sämtliche, im Vorstehenden aufgezählte Thatsachen im Jahre 1897 von Hermann Munk auf die radikalste Weise beanstandet worden, so dass die Schilddrüse, welche in den neunziger Jahren zu einem Organ von allergrößter Wichtigkeit für das Leben geworden war, von Munk plötzlich wieder zu einem unwichtigen degradiert worden ist. Unsere Aufgabe ist es nicht, hier an diesem Für und Wider Kritik zu üben, sondern nur zu untersuchen, ob wir in der Wirkung der Schilddrüse einen formativen Reiz zu erblicken haben, falls — wenn auch nicht alle — so doch wenigstens ein Teil der oben namhaft gemachten Veränderungen thatsächlich durch die Thyreoidektomie veranlasst wird.

Wir müssen hier zunächst darauf hinweisen, dass aus den Hofmeister'schen Befunden über den Einfluss der Schilddrüsenexstirpation auf die Entwicklung des Knochengerüstes junger Kaninchen allerdings hervorgehen würde, dass zur normalen Ausgestaltung des letzteren die Anwesenheit der Schilddrüse notwendig ist. Da es sich hier aber nur um rein quantitative, nichts Neues hervorrufende Beeinflussung handelt, so würden wir hier trotzdem nicht von einer formativen Reizwirkung reden dürfen. Dieses dürfte man aber erst recht nicht bei den Veränderungen, welche Haut, Unterhautbindegewebe und Hypophyse durch den Wegfall der Schilddrüse erleiden, da aus denselben sich nur entnehmen lässt, dass die Anwesenheit der Thyreoidea zur Erhaltung der betreffenden Gebilde notwendig ist. Ob sie dagegen auch zu ihrer

Ausgestaltung unentbehrlich ist, ist eine andere Frage, die nur dann entschieden werden könnte, wenn wir wüssten, auf welchem Stadium die Drüse zu funktionieren anfängt. Dieses ist aber z. Z. nicht der Fall. Minot bildet in seiner Embryologie[1]) einen Querschnitt durch die Schilddrüse eines etwa viermonatlichen menschlichen Fötus ab und betont dabei, dass die Acini auf diesem Stadium noch hohl sind, womit er sagen will, dass dieselben noch keine kolloide Substanz enthalten. Die Drüse würde demnach auf diesem weit vorgerückten Entwicklungsstadium noch nicht funktionieren.

Aber selbst dann, wenn eine solche Beteiligung der Schilddrüse an morphogenetischen Vorgängen erwiesen wäre, würde es fraglich erscheinen, ob diese Beteiligung in Auslösungen von Gestaltungsprozessen bestehen würde. Die Wirkungen des Schilddrüsenmangels sind nämlich so heterogener Art, dass dadurch eine der wesentlichen Bedingungen aufgehoben zu sein scheint, welche nicht für einen bestimmten oder einige wenige Gestaltungsprozesse, sondern ganz allgemein für alle oder wenigstens sehr viele Reaktionen erforderlich sind. Man wird sich deshalb am besten der Meinung jener Forscher anschließen, welche der Schilddrüse eine wesentliche Rolle am normalen Verlauf des chemischen Stoffumsatzes im Organismus zuschreiben. Über die spezielle Art und Weise dieser Beeinflussung sind bekanntlich die Meinungen sehr verschieden. So erblickt man z. B. in der Schilddrüse ein „entgiftendes“ Organ, welches das Jod als Antitoxicum zum Unschädlichmachen giftiger, aus dem Blute aufgefangener Stoffe benutzt.[2]) Da sich weder für diese noch für andere Ansichten sichere Beweise anführen lassen, alle vielmehr nur auf Vermutungen beruhen, so sei es mir erlaubt, auch meine Auffassung einer möglichen Beeinflussung des Stoffumsatzes durch die Schilddrüse resp. durch die jodhaltige wirksame Substanz derselben auszusprechen. Ich halte es nämlich nicht für ausgeschlossen, dass die organische Jodverbindung sich gar nicht direkt an chemischen Umsetzungen beteiligt, sondern dass nur ihre Anwesenheit zum vollständigen Ablauf auch sonst, aber in geringerem Maße stattfindender chemischer Prozesse notwendig ist, d. h. dass die wirksame Schilddrüsensubstanz im Sinne Ostwald's als Katalysator wirkt.

Unsere Antwort auf die in der Überschrift gestellte Frage ist also negativ ausgefallen: Wir haben — die Richtigkeit der namhaft gemachten Beobachtungen mindestens teilweise vorausgesetzt —

---

[1]) pag. 778.

[2]) Vergl. z. B. Blum in: Deutsche med. Wochenschrift. Bd. 24. 1898. pag. 185 der Vereinsbeilage.

in der Wirkung der Schilddrüse auf den Organismus keine formative Reizwirkung in unserem Sinne vor uns, sondern wir erblicken im Einfluss der Schilddrüse nur eine der zahlreichen Bedingungen, von denen die normale Reaktionsfähigkeit der Gewebe auf die eigentlichen, gestaltauslösenden Reize abhängig ist.

---

7. Über die Entstehung von Sinnesepithelzellen und Tastkörperchen unter dem Einflusse sensibler Nervenendigungen.

Formative Wirkungen des Nervensystems haben wir bereits weiter vorn im 2. und 3. Abschnitt über die inneren formativen Reize kennen gelernt. Dort standen uns zur Begründung unserer Ansicht in dem einen Falle eigens daraufhin angestellte Experimente und im anderen Befunde an Missbildungen zur Verfügung, von denen uns die ersteren hier gänzlich fehlen, und die letzteren nur in wenigen Fällen unseren Schlüssen eine Stütze verleihen können. Wir sind also hier — wie wir bereits oben in den Sätzen hervorgehoben haben, die von den experimentell bewiesenen zu den hypothetischen Fällen überleiteten — zum größten Teil darauf angewiesen, von dem Post hoc auf ein Propter hoc zu schließen, ein Verfahren, das die größten Bedenken erregen müsste, wenn letztere nicht durch die Thatsache gemildert würden, dass bei den in sehr großer Zahl vorkommenden zusammengesetzten Gebilden stets der Entstehung des einen Teiles die des anderen vorausgeht, und dass nie eine Ausnahme von dieser Regel eintritt.

An erster Stelle muss ich hier auf eine kurze Bemerkung Kölliker's zu sprechen kommen, welche derselbe auf pag. 9 seiner „Histologischen Studien an Batrachierlarven“ macht, und die von mir bereits in der historischen Einleitung gestreift worden ist. Kölliker hält es nämlich für „denkbar, dass gewisse Epithelzellen unter dem Einfluss der mit ihnen sich vereinenden Nervenenden zu besonderen Sinnesorganen sich umbilden“. Die Organe, an welche er hierbei denkt, sind die Stiftchen- und Sinneszellen der Seitenlinie von Kaulquappen. Sollte diese Vermutung das Richtige treffen, so wäre damit nicht etwa zugleich die Falschheit meiner Hypothese erwiesen, die ich vor Jahren aufstellte, und nach der die Richtung des Nervenwachstums durch Reize bestimmt wird, welche von den Endorganen auf die wachsenden Nerven ausgeübt werden. Es ist nämlich sehr wohl möglich, dass die Epithelzellen zuerst anlockend auf die auswachsenden sensiblen Nerven wirken, dass sie dann aber, nachdem sie mit letzteren in Verbindung getreten sind, von ihnen formativ beeinflusst und zur Annahme einer

spezifischen Struktur gezwungen werden. Bei der Entstehung aus verschiedenen Teilen zusammengesetzter Organe dürfte das Ineinandergreifen von „Richtungsreizen“ und „formativen Reizen“ häufig eine Rolle spielen. Bei der Entstehung der mesenchymalen Fälle des Wirbeltierauges (s. oben pag. 68) habe ich bereits darauf hingewiesen, und auch im folgenden werden wir noch darauf zu sprechen kommen.

Weit ausführlicher als die kurze Bemerkung Kölliker's sind die Erörterungen von Szymonowicz[1]) über die Differenzierung von Bindegewebszellen zu Tastzellen der Grandry'schen und Herbst'schen Körperchen des Entenschnabels unter dem Einflusse sensibler Nervenendigungen. Nach Szymonowicz' Ansicht spricht für einen solchen kausalen Zusammenhang zwischen Tastkörperchenentwicklung und Nervenfaserendigung „vor allem das zeitliche Verhältnis zwischen dem Einwachsen der Nervenfasern in die Cutis und dem Erscheinen der Zellenhäufchen, die sich zu differenzieren beginnen. In frühen Entwicklungsstadien, wo die Nervenfasern noch nicht in die Cutis hineingelangt sind, finden wir entschieden keine Spur von Differenzierung. Diese tritt erst auf, wenn die Nervenfasern ihre Endverzweigungen gebildet haben.“ Gerade diesen Endverzweigungen der Nervenfasern soll der formative Reiz erst zukommen, „denn auf dem ganzen Wege, welchen die wachsende Nervenfaser als solche in der Cutis zurücklegt, sehen wir keine Spur von Differenzierung, obwohl diese Fasern unmittelbar an die Bindegewebszellen grenzen. Erst zur Zeit, wo die Nervenfaser ihr Wachstum vollendet hat und mit ihren feinsten Endverzweigungen eine Gruppe von Bindegewebszellen umgiebt, sehen wir in denselben die ersten unzweideutigen Spuren einer spezifischen Differenzierung auftreten.“ Den sicheren Entscheid, ob diese Vermutung das Richtige trifft, kann natürlich nur das Experiment liefern, welches den vermuteten formativen Einfluss der Nervenendigungen vor Bildung der Tastkörperchen auf irgend eine Weise eliminiert. Die Durchschneidung oder sonstige Zerstörung der Nerven muss deshalb vor Bildung der betreffenden Organe geschehen, weil eine Eliminierung der Nerven nach ihrer Bildung nur beweisen würde, dass erstere zur Erhaltung der Tastorgane erforderlich sind, nicht aber, dass sie zugleich die Entstehung der letzteren auslösen.

Auch die Durchschneidungsversuche am Glossopharyngeus von Kaninchen, die vor langer Zeit von v. Vintschgau und Hönigschmied und in neuerer von Semi Meyer ausgeführt wurden und einen vollständigen Schwund der Schmeckbecher der Papillae circumvallatae und foliatae zur Folge hatten, beweisen auch nur, dass

[1]) Die Arbeit stammt aus dem Jahre 1896, ist also ein Jahr nach dem ersten Teile meiner Schrift über die formativen Reize erschienen.

die Geschmacksfasern des betreffenden Nerven zur Erhaltung der Schmeckbecher notwendig sind. Dass diese Sinnesorgane aber auch bei ihrer Entstehung von den betreffenden Nervenfasern beeinflusst werden, ist damit noch nicht bewiesen, wenn wir auch einer solchen Annahme einen ziemlich hohen Grad von Wahrscheinlichkeit zuerkennen müssen.

Die Versuche von Hoffmann an Kaninchen und Fröschen, welche für letztere von Exner bestätigt wurden und als Resultat den Ersatz des eigentümlichen Riechepithels der Nase durch ein, „keinerlei hervorragende Eigenschaften darbietendes, flimmerloses Cylinderepithel“[1]) ergaben, lehren demnach auch nur, dass zur Erhaltung des typisch differenzierten Riechepithels der Regio olfactoria die Fasern des Olfactorius, des einen der Riechnerven, notwendig sind. Zwar ist beim Menschen in einigen Fällen von Claude Bernard, Heschl und Lebec[2]) das Fehlen der Olfactorii konstatiert worden; ich weiss aber nicht, ob eine histologische Untersuchung der Nasenschleimhaut der Stellen, welche sonst von Fasern dieser Nerven versorgt werden, vorgenommen worden ist. Es lässt sich allerdings mit der allergrößten Wahrscheinlichkeit annehmen, dass man an Stelle des typisch differenzierten Sinnesepithels ein gewöhnliches Cylinderepithel gefunden haben würde, doch würde ein solcher Befund immer noch nicht strikte beweisen, dass die Fasern des Riechnerven auch zur Entstehung des Riechepithels notwendig sind, da man immer noch einwenden könnte, dass letzteres während der Ontogenese angelegt und erst später wegen Mangels der Verbindung mit den von Anfang an fehlenden oder sekundär degenerierten Olfactoriis zurückgebildet worden sei.

Diesen Einwand kann man selbst noch bei dem interessanten Befund machen, welchen Veraguth neuerdings publiziert hat. Es handelt sich um das Labyrinth eines menschlichen Fötus, dessen häutige Schnecke zwar einen angedeuteten Arcus spiralis und einen „Tunnel“ aufwies, da die inneren und äußeren Pfeilerzellen vorhanden waren, dagegen der Hensen'schen, Deiters'schen und inneren und äußeren Haarzellen vollständig entbehrte. Hand in Hand mit dem Fehlen dieser Sinnes- und Stützzellen ging das Fehlen des Nervus cochlearis. Das Ganglion spirale war zwar erhalten, aber seine Ganglienzellen wiesen keine Achsencylinderfortsätze auf. Es ist sehr wahrscheinlich, dass ein Kausalzusammenhang zwischen dem Fehlen des Neuroepithels und des Nervus cochlearis

---

[1]) Citiert nach v. Vintschgau in Hermann's Handbuch d. Phys. Bd. 3 II. pag. 243.

[2]) Citiert nach v. Bunge pag. 34; Originallitteratur war mir nicht zugänglich.

besteht, und zwar von der Art, dass die Entstehung des ersteren von der Anwesenheit des letzteren abhängig ist. Gesichert ist aber auch dieser Schluss noch nicht ganz, da man immer noch die Möglichkeit, im Auge zu behalten hat, dass die betreffenden Zellen zuerst unabhängig von dem zugehörigen Nerven entstanden, dann aber sekundär degeneriert sind, weil der zu ihrer Erhaltung notwendige Zusammenhang mit den Nerven fehlte. Trotz des Naturexperimentes werden also auch hier künftige Untersuchungen und womöglich künstliche Experimente an einem geeigneten Material das letzte Wort zu sprechen haben.

Ich hatte früher einmal behauptet, dass die Verbindung der richtigen Nerven mit den richtigen Endorganen dadurch garantiert sei, dass letztere anlockend auf erstere wirken, etwa in derselben Weise, wie nach Miyoshi die Wachstumsrichtung von Pilzhyphen durch chemische Stoffe bestimmt wird. Da ich nun im vorstehenden die Ansicht als berechtigt nachzuweisen versucht habe, dass die freien Enden der sensiblen Nerven formbildend auf gewisse Zellen wirken, so könnte die Hypothese vom gerichteten Wachsen der Nerven als überflüssig von mir aufgegeben erscheinen. Sie ist es aber damit keineswegs; denn wie die Wurzeln der Pflanzen zum Hineinwachsen in die Erde durch negativen Heliotropismus, positiven Geotropismus und Hygrotropismus veranlasst werden, so können auch die Nervenfasern durch spezifische Richtungsreize in bestimmte Zellenpartien hinein- oder herangeleitet werden, welche dann durch sie formativ beeinflusst, d. h. zur Annahme einer typischen Differenzierung gezwungen werden. Die spezifischen Richtungsreize können von den künftigen Endorganen ausgehen; es ist auch denkbar, dass sie gerade von anderen Organen oder Geweben, die gar nicht mit den betreffenden Nerven in Beziehung treten — natürlich im negativen Sinne — ausgeübt werden, d. h., dass die Nervenenden deshalb an den richtigen Ort gelangen, weil allein die dort gelegenen Zellen nicht abstoßend auf sie wirken.

Es bietet sich hier eine passende Gelegenheit, um darauf hinzuweisen, dass trotz der oben pag. 53 vertretenen Ansicht von dem wahrscheinlichen Kausalzusammenhang zwischen willkürlichen Muskeln und ihren sensiblen Nervenfasern doch zugleich auch meine alte Vermutung von der tropischen Reizbarkeit der auswachsenden Nerven durch die zugehörigen Muskelelemente noch richtig sein kann. Zwar vertritt His (2) die Ansicht, dass sich die Verteilung der Nerven dadurch erkläre, dass sie „den Bahnen geringsten Widerstandes entlang wachsen“, und macht auch Bardeen darauf aufmerksam, dass die auswachsenden Nerven zuerst durch die umliegenden Gewebe geleitet werden, doch erklärt diese Ansicht

von dem Wachsen in Richtung des geringsten Widerstandes nur einen Teil, nicht das Ganze der Nervenverteilung. Es ist nämlich bei dieser Ansicht gar nicht einzusehen, warum die Muskelnerven nicht etwa im intramuskulären Bindegewebe enden, sondern bis zu den Muskelfasern vordringen und an diesen ihre charakteristischen Endausbreitungen bilden. Hier dürften doch vielleicht Richtungsreize, welche von den Muskelelementen ausgehen, helfend eingreifen, was nicht ausschließt, dass die betreffenden Elemente von den Nervenfasern formativ beeinflusst werden oder gar schon vor Zustandekommen der zuletzt auftretenden intimen Verbindung auf irgend eine Weise formativ beeinflusst worden sind.

---

8. Die Entstehung der Eihüllen als indirekte Beweise für die Beteiligung von formativen Reizen an der Ontogenese.

Mit Hilfe des Schlusses von einer zeitlichen Aufeinanderfolge auf einen kausalen Zusammenhang würden wir noch manche andere formative Reizwirkung in der Ausgestaltung des Embryo vermutungsweise aufstellen können; da aber diese Schlussweise, wie im vorigen Abschnitte betont wurde, sehr unsicher ist, falls keine Befunde an Missbildungen zu ihrer Unterstützung dazukommen, so will ich in diesem Paragraphen nur noch an einige längst bekannte, z. B. auch von Roux (7) erwähnte formative Reizwirkungen erinnern, die zwar nicht auf die Entwicklung aus dem Ei direkt Bezug haben, uns aber als indirekte Beweise dafür dienen können, dass die letztere mit Hilfe ähnlicher Wirkungsweisen zustande kommt. Die Beispiele, an welche ich hier denke, haben eine große Ähnlichkeit mit der Erzeugung der Gallen durch die Gallentiere. Wir wollen von ihnen an erster Stelle der

formativen Reizwirkung des befruchteten menschlichen Eies auf die Uterusschleimhaut

gedenken.

Tritt ein befruchtetes und in Entwicklung begriffenes Ei aus einer der beiden Tuben in den Uterus über, so verursacht es an der Schleimhaut des letzteren bekanntlich bedeutende Veränderungen. Man sprach infolgedessen in diesem Falle schon längst (Walker, pag. 98) von einer „formativen Reizwirkung", welche von dem Ei auf die Mucosa ausgeübt wird. Diese Veränderungen, welche sich — ganz wie bei der Fruchtbildung der Pflanzen — nicht nur auf die Stellen in der Nähe des Eies, sondern auch auf entferntere Partien, in unserem Falle auf die ganze Uterusschleimhaut erstrecken, sind nun zwar z. T. rein quantitativen Charakters (Dickenzunahme der Mucosa, Ausdehnung der Uterindrüsen) oder Degenerations-

erscheinungen (Rückbildung des größten Teiles des Drüsenepithels), zum anderen sind sie aber mit Sicherheit qualitativer Natur, was die Entstehung der charakteristischen Deciduazellen beweist, die sich sonst nicht in der Uterusmucosa vorfinden.

Insofern also die Veränderungen an der letzteren während der Schwangerschaft wirklich z. T. qualitativen Charakters sind, steht also ihrer Auffassung als formative Reizreaktionen nichts im Wege. Welche Thatsachen beweisen nun aber, dass die Befruchtung und die Ausbildung der Deciduae graviditatis wirklich im kausalen Zusammenhang stehen und nicht etwa von einer dritten Größe abhängig sind? Zunächst einmal der Umstand, dass die betreffenden Veränderungen der Uterusschleimhaut stets nur bei Schwangerschaft eintreten, und sodann die wichtige Thatsache, dass sich bei abnormer Lage des befruchteten Eies außerhalb des Uterus in der Bauchhöhle ebenfalls Veränderungen an dem Bauchfell konstatieren lassen. Walker hat dieselben genauer beschrieben und festgestellt, dass bei Graviditas abdominalis das Bauchfell selbst in größeren Entfernungen vom Ei einen deciduaähnlichen[1]) Charakter annimmt. Außerdem wird der Embryo von einer Membran eingehüllt, welche von der Serosa der Bauchhöhle ihre Entstehung nimmt und im ausgebildeten Zustande einen bindegewebigen Sack darstellt, der an der Placentarstelle außerordentlich reich an Blutgefäßen ist. Die Bildung dieses Sackes bei Abdominalschwangerschaft erinnert sehr an die Bildung der Decidua reflexa bei normalen Verhältnissen. Die Wirkung des befruchteten und in Entwicklung begriffenen Eies besteht also in zweierlei Veränderungen, erstens nämlich in der Umwandlung der Mucosa zur Decidua vera und sodann in der Bildung jener Wucherung[2]), welche das Ei einhüllt und die Reflexa liefert. Die Stelle der Decidua vera, welche mit dem Embryo resp. mit dessen Hüllen in Berührung ist, erleidet bekanntlich noch weitergehende Veränderungen, indem aus ihr der mütterliche Teil der Placenta hervorgeht, und es ist sicher, dass auch die Ausbildung dieser Placenta materna vom Embryo abhängt, was einfach daraus hervorgeht, dass dieselbe — wo der Embryo im Uterus auch liegen mag — sich stets an der richtigen Stelle bildet, doch scheint der auslösende Anstoß nicht wie bei der Bildung der Reflexa und Vera

[1]) Hierzu sei jedoch bemerkt, dass Ch. Sedgwick Minot (pag. 14) die von Walker als Deciduazellen bezeichneten Elemente nicht für solche hält. Weshalb? — sagt er freilich nicht.

[2]) Die Bildung der Reflexa beim Menschen ist zwar noch nicht genau bekannt, doch deutet eine Beobachtung Kundrat's darauf hin, dass dieselbe durch Faltenbildung aus der Vera entsteht. Er fand nämlich in den ersten Monaten der Schwangerschaft Mündungen von Uterindrüsen an beiden Seiten der Reflexa. Vergl. Hertwig (4) 1. Aufl. pag. 190, u. Ch. S. Minot pag. 10.

vom Embryo selbst, sondern vielmehr von dessen Chorion frondosum auszugehen.

Analoga zu der Entstehung der Deciduae infolge des formativen Reizes des befruchteten Eies liefern einige Fälle von

Cystenbildung um Eier,

an die ich noch kurz erinnern möchte.

Die Eier der Wabenkröte (Pipa americana) durchlaufen bekanntlich ihre vollständige Entwicklung bis zur Kröte in Cysten der dickangeschwollenen Rückenhaut der Weibchen. Wie diese Cysten entstehen, ist leider noch nicht bekannt, dagegen scheint nach der Wiedersheim'schen Zusammenstellung der Reiz zur Bildung der gestielten Eihüllen am Bauche und an der Unterseite der Flossen bei Aspredo laevis, einem Wels, von den Eiern auszugehen, auf welche sich der Fisch legt.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei Anodonta und Cyclas, um deren Eier, die bekanntlich zwischen den Kiemenblättern ihre Entwicklung beginnen, ebenfalls Cysten gebildet werden.

Dass die Bildung dieser Hüllen in beiden Fällen keine Folge der einfachen Berührung, wie z. B. die Entstehung der Haustorien von Cuscuta, sondern die Folge der Berührung des Eies, also einer spezifischen Berührung ist und demnach vielleicht eher auf eine Chemomorphose hinauskommt, liegt auf der Hand, da Sandkörnchen oder sonst welche Fremdkörper weder an der Bauchfläche von Aspredo laevis noch an dem Kiemenepithel der Muscheln irgendwelche typische Wucherungen herbeiführen würden.

Das Interesse, welches uns alle diese Fälle bieten, liegt darin, dass sie uns einen Fingerzeig geben, wie die Organbildung in der Ontogenese aufzufassen ist; und darauf hinzuweisen war der Zweck dieser Zeilen.

III. Einige allgemeine Schlussbemerkungen.

1. Die Lösung der Aufgabe.

Blättern wir jetzt, nachdem wir in vorstehenden Kapiteln eine ganze Anzahl von formativen Reizwirkungen in der tierischen Ontogenese entweder direkt nachgewiesen oder wenigstens an der Hand deskriptiv entwicklungsgeschichtlicher und teratologischer Thatsachen wahrscheinlich gemacht haben, zum Anfang unserer Abhandlung zurück, so können wir die Aufgabe, welche wir uns daselbst gestellt hatten, nunmehr als gelöst ansehen. Wir haben nämlich gezeigt, dass ebenso wie z. B. an den Keimschläuchen von Cuscuta an den Berührungsstellen mit der Wirtspflanze Haustorien entwickelt oder durch das Sekret einer Gallmücke Wurzeln an Grashalmen erzeugt werden können, auch innerhalb eines sich entwickelnden tierischen Embryo ein Organ oder Gewebe an einem anderen auf irgend eine Weise neue Bildungsprozesse ins Leben rufen kann. Genaue Angaben über den Charakter der formativen Beeinflussung vermochten wir zwar meist nicht zu geben, sondern nur die einfache Thatsache der formativen Wirkung des einen Teiles auf den andern ohne Präcisierung des „Wie" dieser Wirkung festzustellen; für Entscheidung der Alternative: Determinations- oder Auslösungstheorie ist aber letzteres von untergeordneter, ersteres dagegen von wesentlicher Bedeutung.

Die Bedeutung der Abhängigkeit eines Bildungsprozesses von einem anderen wäre freilich sehr gering und für die Entscheidung der Alternative schwerlich geeignet, wenn damit einfach gemeint wäre, dass ein Bildungsprozess nicht eher in Gang gerät, als bis er von irgend einem anderen Teil des Embryo den Anstoß dazu erhalten hat, da ein derartiges einfaches Abhängigkeitsverhältnis sich auch mit einer strengen Determinationstheorie vereinigen ließe. Wir haben aber mehr als eine solche Art der Beeinflussung festgestellt, indem wir zeigten, dass z. B. beim Wimperring der Echinidenlarven nicht diese oder jene Zellengruppe zur Lieferung eines Fortsatzes bestimmt, sondern dazu eine jede fähig ist, welche dem Reize der sich vergrößernden und vorwärts schiebenden Kalknadeln

ausgesetzt ist, dass ferner die Hypodermiszellen am freien Ende des Augenstieles der Crustaceen nach Amputation der Augen neue Augen oder Fühler an ihrer Stelle erzeugen können, je nachdem sie dem formativen Einflusse der Augenganglien ausgesetzt sind oder nicht, dass die Fähigkeit zur Linsenbildung bei den Wirbeltieren nicht auf die seitlichen Partien der Kopfhaut beschränkt, sondern auch den weiter medianwärts gelegenen Zellenpartien eigen sein dürfte, dass die Ausbildung der Geschlechtsgänge in bestimmter Weise von der Beschaffenheit der Keimdrüsen abhängig ist etc. etc. Mit kurzen Worten gesagt, haben wir also gezeigt, dass die Reaktion nicht etwa auf jeden beliebigen Reiz dieselbe, sondern je nach Beschaffenheit des Reizes verschieden ist. Schon hiernach hat also die Qualität des Anstoßes einen Einfluss auf die Qualität des Effektes, selbst wenn man von der eingehenden Analyse absieht, die ich vom Begriff des formativen Reizes in meiner ersten Schrift über diesen Gegenstand gegeben habe.[1]) Erkennt man aber den Einfluss der Qualität des formativen Reizes auf die Qualität des ausgelösten Bildungsprozesses an, so hat man damit einer Auslösungstheorie der Embryonalentwicklung das Wort geredet. Wollen wir mit Driesch reden, so können wir dieses auch so ausdrücken, dass das Schicksal von Gewebszellen gleicher Potenz von ihrer Lage im Ganzen, d. h. davon abhängig ist, welchen Reizen sie ausgesetzt werden. Dieser Satz ist bereits derartig Allgemeingut der Wissenschaft geworden, dass seine Wiederholung fast trivial erscheint.

---

2. Einige Bemerkungen über die Lösung des Vererbungsproblems.

Abgesehen von der Bedeutung für eine Auslösungstheorie der tierischen Embryonalentwicklung sind meine Schriften über „Richtungsreize“ und „formative Reize“ zugleich auch für die Lösung des Vererbungsproblems von Wichtigkeit, was für den Einsichtigen selbstverständlich ist, für die meisten aber doch einige Worte der Erläuterung nötig macht.

Für den Entwicklungsphysiologen, der nach der „Ursache“ und den „Bedingungen“ einer jeden neu auftretenden Gestaltveränderung zu fragen hat, ist Vererbung der Gesamtkomplex jener typisch auf einander folgenden morphogenetischen Prozesse, welche vom be-

[1]) l. c. pag. 805 — 824. Dort erkannten wir, dass in der Kategorie der „strukturellen Reize“ das Agens in einem anderen Sinne als dem obigen einen direkten Einfluss auf die Beschaffenheit des Endeffektes ausübt, indem das Ursachengetriebe nicht nur in Thätigkeit gesetzt oder angehalten, sondern in seiner Zusammensetzung affiziert wird.

fruchteten Ei schließlich wieder zur Entstehung von reifen Eiern und Spermatozoen führen. Kommen letztere wieder in dieselben Bedingungen, d. h. wird ihre Vereinigung ermöglicht, und sind auch für das befruchtete Ei die äußeren Bedingungen dieselben, so ist klar, dass aus dem letzteren wieder dasselbe hervorgehen, d. h. wieder dieselbe Kette von Ursachen und Wirkungen vom Ei bis zum Ei resp. Spermatozoon durchlaufen werden muß.[1])

In meiner Schrift über „Richtungsreize“ und in vorstehender Abhandlung über „formative Reize“ habe ich nun aber den Versuch gemacht, gewisse morphogenetische Prozesse der tierischen Ontogenese auf ihre Ursachen zurückzuführen, d. h. in die unbekannte Kette von Ursachen und Wirkungen, welche vom befruchteten Ei wieder zum reifen Ei oder Spermatozoon führt, erklärend einzudringen. Ich habe deshalb durch meine Abhandlungen zugleich Beiträge zu einer rationellen Vererbungstheorie geliefert, die nicht danach fragt, was Vererbung ist, sondern, wie Vererbung zustande kommt, und welche Gesetze sich bei diesem Zustandekommen zu erkennen geben.

Eine Konsequenz dieser entwicklungsphysiologischen Auffassung des Vererbungsproblems ist es, dass man nie einen morphogenetischen Vorgang durch Vererbung für erklärt halten darf, ein logischer Fehler, der bei vielen Forschern zu finden ist und bereits vorn pag. 8 u. 80 in zwei Fällen gerügt werden mußte. Man kann nur sagen: Dass diese Prozesse in dieser bestimmten Reihe aufeinander folgen, ist Vererbung; man darf aber nie einen ontogenetischen Einzelvorgang durch Vererbung kausal erklären wollen, sondern man muß für sein Auftreten eine bestimmte Ursache und bestimmte Bedingungen namhaft machen, die entweder innerhalb des Organismus in dem vorher Geschehenen oder außerhalb desselben zu suchen sind.

Im Prinzip den gleichen Fehler wie hier hatte ich bereits früher zu wiederholten Malen in meinen Arbeiten über „die Regeneration antennenähnlicher Organe an Stelle von Augen“ zu rügen. Es handelte sich nämlich dort um die kausale Erklärbarkeit eines morphogenetischen Prozesses durch Atavismus, die ebenso verkehrt ist wie die Erklärbarkeit durch Vererbung. Man kann zwar die Möglichkeit zugeben, dass das Auftreten irgend eines Ge-

[1]) Dass sich das Vererbungsproblem auf die Frage reduziert, „warum ein Teil eines Eiproduktes sich stets in einige dem Ausgangspunkt relativ gleiche Gebilde verwandele“, hat bereits vor Jahrzehnten Goette in seiner „Unke“ richtig erkannt. Vergl. Driesch Nr. 1, pag. 30, Nr. 7, pag. 843 und ganz besonders Nr. 4, pag. 417 und Nr. 5, pag. 54, wo von dem „Erklären“ durch Vererbung die Rede ist.

staltungsvorganges Atavismus sei, doch darf man letzteren keineswegs als Ursache des ersteren bezeichnen, sondern man ist gezwungen, für das Auftreten des Prozesses die Schließung eines bestimmten Bedingungskomplexes durch die hinzutretende „Ursache“ verantwortlich zu machen.[1])

---

3. Kritische Beleuchtung scheinbar widersprechender Thatsachen.

Die Leser meiner Schrift, denen von den entwicklungsphysiologischen Thatsachen nur die an Wirbeltieren, namentlich Froschembryonen gefundenen bekannt sind, werden vielleicht einwenden, dass eine ins Gewicht fallende Beteiligung von formativen Reizen an der Ontogenese oder gar eine Auflösung der letzteren in eine ganze Reihe solcher Reizwirkungen deshalb ausgeschlossen ist, weil diese Thatsachen nichts von gegenseitiger formativer Beeinflussung von Organen oder Körperteilen aufeinander hätten erkennen lassen.

Man wird dabei vor allen Dingen an die bekannten Verwachsungsversuche von Born erinnern, aus denen hervorgeht, dass sich die Froschlarven bis zur Schnittstelle genau so weiter entwickeln, als ob gar nichts entfernt worden wäre, und dass außerdem die beiden Partner der zusammengepfropften Larven keinerlei formativen Einfluss aufeinander ausüben. Ferner wird man die Versuche Schaper's ins Feld führen, die lehren, dass die Ausschaltung des Gehirnes und Rückenmarkes keinen Einfluss auf die Ausbildung der erhalten gebliebenen Organe hat. Die Kopfganglien, welche vor der Operation bereits angelegt waren, bilden sich weiter aus, dasselbe geschieht trotz der Atrophie des Rückenmarkes bei den Spinalganglien, und selbst die Entwicklung der Muskulatur erleidet trotz des Fehlens der Vorderhornzellen keine Alteration. Das Auge, welches vom Gehirn getrennt ist, differenziert sich ebenfalls selbständig weiter. Ebenso liefern die aus dem v. Monakow'schen Laboratorium hervorgegangenen teratologischen Arbeiten von Naegeli und Veraguth verschiedene Beweise für die Richtigkeit des Roux'schen „Prinzips der Selbstdifferenzierung“ während der Ontogenese, so höre ich sagen.

Ich muss hierauf erwidern, dass diese Thatsachen nur die Unabhängigkeit der und der Gestaltungsprozesse von den und den anderen konstatieren, dagegen keineswegs beweisen, dass gegenseitige formative Beziehungen zwischen den einzelnen Teilen des Embryo

[1]) Man vergl. hierzu Nr. 6 meiner Arbeiten pag. 555 und die speziellen Ausführungen in Nr. 8 pag. 279 ff.

überhaupt nicht vorkommen. Es ist nämlich keineswegs ausgemacht, ob bei den Defektversuchen, die Born und Schaper ausführten, nicht etwa zwischen Teilen der entfernten Partien oder zwischen solchen der erhalten gebliebenen formative Reizwirkungen stattgefunden haben.

Wie Driesch seit 1893[1]) immer und immer wieder wiederholt hat, sagt man nur etwas Negatives aus, wenn man irgend einen Bildungsvorgang als Selbstdifferenzierung bezeichnet, selbst dann, wenn man genau angiebt, von welchen anderen Prozessen der betreffende Gestaltungsvorgang unabhängig ist. Da jede Veränderung während der Ontogenese, jeder neue Differenzierungsprozess die Wirkung von einer Ursache sein muss, so erfahren wir also durch die Aussage: „dieser Gestaltungsprozess beruht auf Selbstdifferenzierung“ gerade gar nichts über die Hauptsache, nämlich über die Ursachen der Ausgestaltung des Embryo, die zu erforschen ja gerade Aufgabe der Entwicklungsphysiologie ist.[2])

Roux selbst ist sich zwar über letzteres klar und betont neuerdings ausdrücklich (8, pag. 334): „Alle Selbstdifferenzierung ist durch Auslösung veranlasst“, aber seine Anhänger wirtschaften in ganz unverstandener Weise mit den beiden Schlagworten: „Selbstdifferenzierung“ und „abhängige Differenzierung“. Freilich steht auch Roux nicht auf dem in dieser Abhandlung vertretenen Standpunkt, wie ich bereits in der historischen Einleitung erwähnt habe, da bei seiner qualitativen Auslösung „die Qualität der Reaktion vollkommen oder hochgradig unabhängig von der Qualität der diese Reaktion zunächst veranlassenden Ursache ist“, während wir uns gerade zu zeigen bemühten, dass bei den formativen Reizwirkungen die Qualität der Reaktion von der Qualität des Reizes abhängig ist. Natürlich darf Roux von seinem Standpunkte aus letzteres nicht vertreten, da ja sonst der Begriff Selbstdifferenzierung, der bei ihm eine so große Rolle spielt, gänzlich sinnlos werden, d. h. in sein Gegenteil übergehen würde.

Wie Driesch (2) bereits im Jahre 1893 gezeigt, und ich selbst an meinen Lithiumlarven erfahren habe, sind bei den Echiniden Ekto- und Entoderm voneinander unabhängige Gebilde. Dieses schließt aber keineswegs aus, dass vielleicht Teile des Ektoderms untereinander in formativer Beziehung stehen oder dass Mesenchym und Ektoderm aufeinander wirken. In der That hat ja Driesch (9) meine Vermutung bestätigt und nachgewiesen, dass die typische Verteilung der Kalkbildner von Richtungsreizen abhängig ist, die von gewissen Stellen des Ektoderms auf die Zellen des primären Mesen-

[1]) Nr. 2, pag. 248.

[2]) Driesch Nr. 7, pag. 837.

chyms ausgeübt werden; und ich selbst konnte feststellen, dass die Kalkbildner mittels der abgeschiedenen Kalknadeln auf die Stellen, an die sie gewandert sind, formativ wirken und sie zur Produktion von Fortsätzen veranlassen.

Wird eine Augenblase vom Gehirn getrennt und differenziert sich dieselbe weiter, so können demnach doch noch innerhalb der Augenblasen formative Reizwirkungen vorkommen, oder letztere z. B. auf das Ektoderm formativ einwirken, wie wir oben im Kapitel über die Linsenbildung des Wirbeltierauges an der Hand teratologischen Materials plausibel zu machen versucht haben.

Der scheinbare Widerspruch der von Born, Schaper u. s. w. festgestellten Thatsachen ist also durch unsere kritischen Überlegungen beseitigt.

---

4. Über die Beziehung des formativen Reizes zu einer „maschinellen“ oder „vitalistischen“ Auffassung der Lebensvorgänge.

In seinem letzten Referat über Regeneration macht Barfurth die Bemerkung, dass ich mit der Annahme „formativer Reize“ als der Ursache ontogenetischer und regenerativer Vorgänge mich dem vitalistischen Standpunkte von Driesch nähere. Das ist jedoch nicht richtig; denn ebensowenig wie Driesch in seiner „analytischen Theorie“ die „Autonomie der Lebensvorgänge“ vertrat, ebensowenig bin ich durch den Begriff des formativen Reizes zu einer solchen Auffassung geführt worden. Der Umstand, dass bei den formativen Reizwirkungen die Qualität der Reaktion von der Qualität des Reizes abhängig ist, d. h. dass je nach Art des einwirkenden Agens ein bestimmter Bildungsprozess ins Leben gerufen wird, mag zwar an die „Antwortsreaktion“ im Sinne Driesch's erinnern, trotz alledem ist aber letztere nicht ohne weiteres mit einer formativen Reizreaktion identisch. Man kann sich nämlich die formativen Reizreaktionen noch maschinell vorstellen, auch wenn ihre Qualität von derjenigen des einwirkenden Reizes abhängig ist. Dieses ist auf folgende Weise möglich: Wir teilen den reagierenden Zellen sämtliche Potenzen, die ihnen zukommen, in Form maschineller Einrichtungen zu, die verschiedene Empfangsapparate besitzen, also nicht durch dieselbe, sondern nur durch differente Auslösungsursachen in Gang gesetzt werden können. So ausgestattete Zellen können natürlich je nach der Natur der Reize, deren Zahl und Qualität zur Zahl und Qualität der Empfangsapparate passen muss, verschieden reagieren; ihre Reaktion führt

demnach nicht ohne weiteres zum Begriff der „Antwortsreaktion“, sondern ist noch auf Grund einer maschinellen Einrichtung verständlich.

---

5. Über den Fortfall der „Reizkette“ bei vitalistischer Auffassung der Lebensvorgänge.

Unter „Reizkette“ verstehe ich, mich an Pfeffer (2) anschließend, jene bestimmte Kette von Ursachen und Wirkungen, welche vom Reizanstoß zum Reizendeffekt führen. Wer auf dem Standpunkt der „Maschinentheorie des Lebens“ steht, muss diese Kette von Ursachen und Wirkungen als eine typische maschinelle Einrichtung ansehen, welche durch den Reiz nur in Gang gesetzt wird. Auch dann, wenn der Reiz das Getriebe gar nicht oder wenigstens nicht nur in Gang setzt, sondern in die Struktur der Maschine[1]) selbst eingreift, und anf diese Weise die Qualität des aus der Maschine hervorgehenden Endproduktes beeinflusst, muss eine genau vorgesehene Kausalkette zwischen Reizanstoß und seinem Endresultat, d. h. in diesem Falle der veränderten Struktur der Reizkette vorhanden sein, falls die Maschinentheorie des Lebens richtig ist.

Ist letztere dagegen falsch, wie Driesch in der That zu beweisen versucht hat, so würde die Reizkette als maschinelle Einrichtung in Wegfall kommen. „Mittel“ zum Herbeiführen des Endeffektes auf den einwirkenden Reiz hin müssten natürlich auch vorhanden sein; dieselben wären aber nicht in einer Kette von bestimmter, genau vorgesehener Struktur festgelegt, sondern könnten je nach der Beschaffenheit des Ausgangspunktes des Geschens und dem Endstadium, das erreicht werden soll, in verschiedener Kombination verwendet werden.

Selbstverständlich werden dem kritischen Leser hier Bedenken aufstoßen, wie man bei einer solchen Auffassung um die Annahme einer Gubernatrix herumkommt, die in besonders klarer Weise u. a. auch einmal Dreyer[2]) ad absurdum geführt hat, oder wie trotz des Wegfallens der maschinellen Einrichtungen doch das Kausal-

---

[1]) Diese Reize, welche die Struktur der Maschine verändern, habe ich in meiner ersten Schrift über die formativen Reize pag. 820 — 22 mit dem Namen „strukturelle Reize“ belegt. In bildlicher Weise kann man einen solchen „strukturellen Reiz“ z. B. mit dem Handgriff vergleichen, welcher an eine Druckerpresse eine maschinelle Vorrichtung anschaltet, die bewirkt, dass die Druckbogen nicht glatt, sondern in bestimmter Weise gefaltet aus der Presse hervorgehen. Durch diesen Handgriff wird auch die Struktur der Maschine und damit die Qualität des Endproduktes verändert.

[2]) „Studien zur Methodenlehre und Erkenntniskritik“ pag. 135 ff. Anmerk.

gewebe keine Lücke aufweisen, der Endeffekt somit trotzdem als notwendig erscheinen kann.

Es ist nicht meine Aufgabe, diese Bedenken zu beseitigen, und ich verweise deshalb auf die Originalarbeiten Driesch's und besonders auf seine neueste, im Druck befindliche theoretische Schrift. Mir lag in diesen Zeilen nur daran, den Leser darauf aufmerksam zu machen, dass dann, wenn die Reaktion auf einen formativen Reiz den Charakter des „Antwortgeschehens“ (Goltz) haben sollte, nach Driesch's Ansicht die Reaktionskette im Sinne einer maschinellen Einrichtung in Wegfall käme.[1])

6. Über die Zahl der im Keime anfänglich anzunehmenden Verschiedenheiten.

Da Driesch im 10. Teile seiner entwicklungsmechanischen Studien und in seiner „analytischen Theorie“ die auch durch diese Schrift als roter Faden hindurchgehende Ansicht vertrat, dass die Differenzierung des Keimes während der Ontogenese durch Induktionswirkungen des einen Organs auf das andere zustande komme, so wird man ihm recht geben, wenn er in seiner analytischen Theorie den Satz aufstellt: „die Ausgangsform, der Bau des Eies, ist weit einfacher als die Endform.“

Ich gestehe, dass ich diesen Satz für vollkommen sicher begründet hielt und dass ich sogar noch in meiner am 27. April 1901 gehaltenen Rede betonte, man sähe von meinem Standpunkte ein, wie aus anfänglich nur wenigen Verschiedenheiten durch gegenseitige formative Beeinflussung der Teile untereinander schließlich ein hochkomplizierter Organismus hervorgehen könne.

Erst ganz spät, als nur noch die letzten Ausfeilungen an der Arbeit fehlten, merkte ich, dass diese Auffassung, wenn man die Maschinentheorie des Lebens vertritt, nicht richtig ist, wie folgende Überlegungen erkennen lassen werden:

Nehmen wir einmal an, die Zahl der anfänglich vorhandenen Mannigfaltigkeiten betrüge fünf, die auf die vier Pole der beiden ungleichpoligen Achsen und auf die eine gleichpolige Achse eines bilateral symmetrischen Keimes verteilt sind, so können z. B. von zwei Polen chemische Stoffe diffundieren, die miteinander reagieren und so eine oder zwei neue Verschiedenheiten einführen können. So wäre also die Zahl auf 6 oder 7 erhöht, und durch weitere gegenseitige Beeinflussung wäre eine Steigerung bis x denkbar.

[1]) Vergl. Driesch (6, pag. 72 des Separatabdruckes).

Leider ist aber dieser Schluss, wenigstens bei Vertretung der Maschinentheorie des Lebens, nicht einwandsfrei. Denn wenn die von zwei Polen ausgehenden Stoffe überallhin diffundieren und miteinander reagieren können, so wird zwar durch den oder die neugebildeten Stoffe die Zahl der Verschiedenheiten zunächst um 1 oder 2 erhöht, aber es wird eine gleichmäßige Verteilung der Reaktionsprodukte eintreten. Die Verschiedenheiten im Keim werden also allerdings zunächst durch die chemische Wirkung der Stoffe vermehrt, geht aber diese Reaktion bis zu Ende, so kann die Zahl der Mannigfaltigkeiten sogar verringert werden, indem aus zwei Stoffen einer entstehen kann. Auch dann, wenn aus der Vereinigung zweier Stoffe ein neuer und Wasser hervorgeht, wird die Zahl der Mannigfaltigkeiten um eine vermindert, da das überall im Keime vorhandene Wasser nicht mitzählt.

Natürlich ist trotz der Verminderung der Zahl der Verschiedenheiten ein neuer Zustand, der vorher nicht realisiert war, und somit der Ausgangspunkt für neues Differenzierungsgeschehen gegeben, würde aber der durch die Reaktion entstandene Stoff überallhin diffundieren, so würde das System sich zwar verändern können, aber nur als Ganzes, nicht in seinen Teilen, da es überall gleichförmig beschaffen sein würde. Veränderung an bestimmten Teilen, bestimmt lokalisiertes Differenzierungsgeschehen, ist aber gerade für die Ausgestaltung eines Keimes zu einem Organismus notwendig.

Wenn also durch zwei aufeinander wirkende Stoffe eine neue Verschiedenheit geschaffen werden soll, die für die Ausbildung eines bestimmt lokal differenzierten Organismus nutzbringend ist, so darf die Reaktion nur an einer bestimmten Stelle ermöglicht sein. Ist die „Maschinentheorie des Lebens“ richtig, so müssen demnach Einrichtungen vorhanden sein, welche die Reaktion der beiden Stoffe oder den oder die aus dieser Reaktion hervorgehenden neuen Stoffe auf eine bestimmte Stelle lokalisieren; d. h. das Auftreten einer bestimmt lokalisierten neuen Verschiedenheit setzt bei Richtigkeit der Maschinentheorie bereits vorhandene andere Maschinenbedingungen voraus, die bis dahin noch gar nicht in Aktion traten.

Wir sind also nicht im stande, nachzuweisen, dass die Zahl der Verschiedenheiten im Anfange der Entwicklung geringer ist als die Gesamtzahl der im Laufe der Ontogenese stattfindenden Differenzierungsprozesse; d. h. alle maschinellen Einrichtungen, welche zu letzteren notwendig sind, müssen bereits im Ei gegeben sein. Die im Laufe der Ontogenese neu auftretenden Verschiedenheiten, welche dem succesiven Ablauf der Differenzierungsmaschinen und eventuell der gegenseitigen Beeinflussung der Produkte dieser

Maschinen ihre Entstehung verdanken, dienen deshalb nur zum Auslösen vorher noch nicht in Gang gewesener „Entwicklungsmechanismen“. Die Produkte der einen Maschine setzen also die andere in Gang, alle Maschinen müssen aber bereits im Ei vorhanden sein, wenn man die Maschinentheorie des Lebens nicht aufgeben will. Die Produkte der Maschine werden zahlreicher und liefern immer mehr Aulösungselemente, die Maschinen selber aber können sich nicht vermehren.

Obwohl es nicht unmittelbar zum Thema gehört, sei doch erwähnt, dass vorstehende Auseinandersetzungen sowohl für die Entwicklung der Tiere aus dem Ei wie auch für die phylogenetische Entstehung derselben aus dem oder den Urtieren Geltung haben. Letzteren muss man nämlich ebenfalls bereits sämtliche „Apparate“ für die Entwicklung aller jener Tiere zuschreiben, die einmal aus ihnen hervorgehen sollten. Die veränderten Existenzbedingungen würden nur die Auslösungsursachen, welche die bereits vorhandenen Maschinen in Gang setzten, geliefert haben.

Bestreitet man dieses, nun, so bestreitet man auch die Maschinentheorie des Lebens, d. h. die Theorie, nach der sich alle Lebensvorgänge durch eine komplizierte Kombination physikalischen und chemischen Geschehens ableiten lassen. Dieses überlege man sich wohl und gehe dann an das Studium der Driesch'schen Schriften über „die Autonomie der Lebensvorgänge“ heran.

---

7. Der Wert der formativen Reize, ein Fragezeichen.

Wir hatten oben gefunden, dass die Entstehung der Linse des Wirbeltierauges durch den Reiz ausgelöst wird, den der Augenbecher auf die berührte Epidermisstelle ausübt. Unser kausales Bedürfnis ist also, wenn wir auch über das Zustandekommen der Reaktion und die spezielle Natur der auslösenden Agens noch nichts wissen, doch bis zu einem gewissen, wenn auch geringen, Grade befriedigt.

Nun hat aber namentlich Gustav Wolff gezeigt, dass die Entstehung der Linse bei der Regeneration im Beginne ganz anders als bei der Embryonalentwicklung vor sich geht, dass also in diesem Falle nicht nur der auslösende formative Reiz ein anderer, sondern dass sogar die maschinelle Struktur, auf Grund deren die Reaktion zu stande kommt, zu Anfang eine andere ist.

Ich muss gestehen, dass ich angesichts der Verschiedenheit der formativen Reize und der Verschiedenheit der Mittel beim

Zustandekommen des Endresultates nicht die Ahnung unterdrüken kann, es könnten alle jene Auslösungsursachen und jene zum Endresultate führenden Veränderungen, obwohl sie der kausale Forscher aufsuchen muss, vielleicht einem anderen Faktor gegenüber, der sich hinter diesen Erscheinungen verbirgt, von untergeordneter Bedeutung erscheinen. Was wäre dieses aber für ein Faktor?

Ich will nicht versuchen, das Fragezeichen aufzulösen, sondern verweise auch in dieser Hinsicht auf die Driesch'schen „vitalistischen" Schriften.

Litteraturverzeichnis.

Alterthum, E., Beiträge zur Geburtshilfe und Gynäkologie. Bd. II. 1899, pag. 13.

Bardeen, Ch. R., The Development of the Musculature of the Body Wall in the Pig, including its Histogenesis and its Relations to the Myotomes and to the skeletal and nervous Apparatus.

Johns Hopkins Hospital Reports. Vol. 9. pag. 367 ff.

Barfurth, D., Regeneration und Involution. Bericht für 1899. Ergeb. d. Anat. und Entw. 9. 1899 (1900 ersch.). pag. 327.

Bateson, W., Materials for the Study of Variation. London 1894.

Becker, E., Über Zwitterbildung beim Schwein. Verh. phys. med. Ges. Würzburg. 30. pag. 209.

Billroth, Th., Über die Einwirkungen lebender Pflanzen- und Tierzellen auf einander. Wien 1890.

Bischoff, Th. L. W., Beweis der von der Begattung unabhängigen periodischen Reifung etc. der Eier der Säugetiere und des Menschen. Gießen 1844.

Born, G., 1. Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsunterschiede. Bresl. ärztl. Zeitschr. 1881.

2. Biolog. Unters. I. Über den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Arch. f. mikr. Anat. 24. 1885. pag. 475. Vorläufige Mitt. dazu in: Breslauer ärztl. Zeitschr. 1884.

3. Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Arch. f. Entw.-Mech. 4. 1897. pag. 349.

v. Bunge, G., Lehrbuch der Physiologie des Menschen I. Leipzig 1901.

Couty, Quelques expériences sur le rôle trophique des racines postérieures médullaires. Gaz. méd. de Paris 4. sér. 5. 1876. pag. 254.

Dareste, C., Recherches sur la production artificielle des monstruosités, ou essai de tératologie expérimentale. Paris 1891.

Darwin, Ch., Das Variieren der Tiere und Pflanzen. Bd. 2. 2. Aufl. 1873.

Dorfmeister, G., Über den Einfluss der Temperatur bei der Erzeugung der Schmetterlingsvarietäten. Mitt. d. nat. Ver. f. Steiermark 1879, und Berlin 1880.

Dreyer, Friedrich, Studien zur Methodenlehre und Erkenntniskritik. Leipzig 1895.

Driesch, H., 1. Die mathematisch-mechanische Betrachtung morphologischer Probleme der Biologie Jena 1891.

2. Entwicklungsmechanische Studien 7—10. Mitt. zool. Stat. Neapel 11, 1893. pag. 221.

3. Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig 1894.

4. Neuere Beiträge zur exakten Formenkunde in englischer Sprache. I. Arch. f. Entw.-Mech. 1. 1895. pag. 414.

5. Von der Methode der Morphologie. Biol. Centr. 19. 1899. pag. 33.
6. Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge Arch. f. Entw.-Mech. 8. pag. 35 und Leipzig 1899.
7. Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Tiere. Ergebn. d. Anat. und Entw. f. 1898. 1899.
8. Die isolierten Blastomeren des Echinideneies. Arch. f. Entw.-Mech. 10. 1900. pag. 361.
9. Die taktische Reizbarkeit der Mesenchymzellen von Echinus microtuberculatus. Ebenda 3. 1896. pag. 362.
Emery, C., Gedanken zur Descendenz- und Vererbungstheorie. Biol. Centr. 13. 1893. pag. 397.
Erb, W., Handbuch der Krankheiten des Nervensystems II. Erste Hälfte in Ziemssen's Handbuch der Pathologie. Bd. 12 I. 1874.
Fischer, E., 1. Transmutation der Schmetterlinge infolge von Temperaturänderungen. Berlin 1895.
2. Neue experimentelle Untersuchungen und Betrachtungen über das Wesen und die Ursachen der Aberrationen in der Faltergruppe Vanessa. Berlin 1896.
Friedreich, N., Über progressive Muskelatrophie. Berlin 1873.
Funke, O., Der Tastsinn und die Gemeingefühle. Hermann's Handbuch d. Phys. Bd. 3 II. pag. 289. 1880.
Garth, W., Zwei Fälle von Hermaphroditismus verus bei Schweinen. Dissertation, Gießen 1894.
Gast, P., Beitrag zur Bauch-Blasen-Genitalspalte. Inauguraldissertation. Greifswald 1884.
Giard, A., 1. De l'influence de certaines parasites rhizocéphales sur les caractéres sexuels extérieurs de leur hôte. Comptes rendus. 103. 1886. pag. 84.
2. Sur la castration parasitaire chez l'Eupagurus Bernhardus Linné et chez la Gebia stellata Montagu. Ibidem. 104. 1887. pag. 1113.
3. Sur la castration parasitaire chez les Eukyphotes des genres Palaemon et Hippolyte. Ibidem. 106. 1888. pag. 502.
Grassi, B., e Saudias, A., Costituzione e sviluppo della società dei Termitidi. Atti Accad. Catania. Vol. 6 — 7. 1893.
Guinard, L., Précis de Tératologie. Paris 1893.
Herbst, C., 1. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Tiere. I. Versuche an Seeigeleiern. Zeitschr. f. wiss. Zool. 55. 1892. pag. 446.
2. Ebenso. II. Weiteres über die morphologische Wirkung der Lithiumsalze und ihre theoretische Bedeutung. Mitt. zool. Stat. Neapel 11. 1893. pag. 136.
3. Ebenso. III. — Schluss. Arch. f. Entw.-Mech. 2. 1896. pag. 455.
4. Über die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese I. Die Bedeutung der Richtungsreize. Biol. Centr. 14. 1894. pag. 657.
5. Ebenso. II. Die formativen oder morphogenen Reize. Teil 1. Ebenda 15. 1895. pag. 721.
6. Über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen. I. Arch. f. Entw.-Mech. 2. 1896. pag. 544.
7. Ebenso. II. Versuche mit Sicyonia sculpta. Vierteljahrsschr. Nat. Ges. Zürich 41. 1896. pag. 435.
8. Ebenso. III. u. IV. Arch. f. Entw.-Mech. 9. 1899. pag. 215.
Hermann, L., 1. Handbuch der Physiologie. Leipzig 1879—81.
2. Lehrbuch der Physiologie. 11. Aufl. Berlin 1896.

Hertwig, O., 1. Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Teilung der Zellen? Jen. Zeitschr. 18. 1885. pag. 175.

2. Zeit- und Streitfragen der Biologie I. Präformation oder Epigenesis? Jena 1894.

3. Die Zelle und die Gewebe II. Jena 1898.

4. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. Jena.

His, W., 1. Anatomie menschlicher Embryonen. Leipzig 1881—85.

2. Über mechanische Grundvorgänge tierischer Formenbildung. Arch. f. An. u. Phys. Anat. Abt. 1894. pag. 1.

Hofmeister, F., 1. Experimentelle Untersuchungen über die Folgen der Schilddrüsenexstirpation. Bruns Beitr. zur klin. Chir. 11. 1894. pag. 441.

2. Zur Frage nach den Folgezuständen der Schilddrüsenexstirpation. Deutsche med. Wochenschr. 22. 1896. pag. 354.

Hürthle, K., Über den Einfluss der Bewegungsnerven auf das Wachstum der Muskeln und Knochen. Jahresber. d. schles. Ges. f. vaterl. Kultur. 71. 1893.

Kassowitz, M., Allgemeine Biologie II. Vererbung und Entwicklung. Wien 1899.

Kirby, E., Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration des quergestreiften Muskelgewebes. Beitr. z. path. Anat. 11. 1892.

Kölliker, A. v., 1. Histologische Studien an Batrachierlarven. Zeitschr. wiss. Zool. 43. 1885. pag. 1.

2. Handbuch der Gewebelehre I. 6. Aufl. Leipzig 1889.

Kopsch u. Szymonowicz, Ein Fall von Hermaphroditismus verus bilateralis beim Schwein. Anat. Anz. 12. 1896. pag. 129.

Korschelt, E., Über einen Fall von Hahnenfedrigkeit bei der Hausente. Tagebl. d. 60. Vers. D. Naturf. u. Ärzte. pag. 252.

Krauss, E., Beiträge zur Muskelpathologie, histiochemische und chemische Untersuchungen nach Tenotomie und Neurotomie. Arch. f. path. Anat. 113. 1888. pag. 315.

Kükenthal, W., Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. II. Teil. Denkschriften d. naturforsch. Ges. Jena 1893.

Kurella, Zum biologischen Verständnis der somatischen und psychischen Bisexualität. Centralbl. f. Nervenheilk. u. Psychiatrie. Mai 1896. (Citiert nach Deutsche med. Wochenschr. 22. 1896. p. 111 der Litteraturbeilage.)

Küster, E., Beiträge zur Anatomie der Gallen. Flora 1900. pag. 117.

Kuppfer, C. v., Regeneration und Atavismus. Verh. Anat. Ges. 10. Vers. 1896. pag. 2.

Leonowa, O. v., Zur pathologischen Entwicklung des Centralnervensystems. Neurologisches Centralbl. 12. 1893. pag. 218 u. 263.

Lespès, Ch., Recherches sur l'organisation et les moeurs du termite lucifuge. Ann. d. sc. nat. Zool. IVe Sér. 5. 1856. pag. 227.

Lilienfeld, B., Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane und Beschreibung einer interessanten Missbildung. Inaug.-Diss. Marburg 1856.

Loeb, J., 1. Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. 1 u. 2. Würzburg 1891/92.

2. Über den Einfluss des Lichtes auf die Organbildung bei Tieren. Pflüger's Arch. 63. 1896. pag. 273.

3. Zur Theorie der physiologischen Licht- und Schwerkraftwirkungen. Pflüger's Arch. 66. 1897. pag. 439.

Longet, F. A., Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Aus dem Französischen von J. A. Hein. Leipzig 1847. p. 56—57.

Naegeli, O., Über eine neue mit Cyklopie verknüpfte Missbildung des Centralnervensystems. Arch. f. Entw.-Mech. 5. 1897. pag. 168.

Maupas, E., 1. Recherches expér. sur la multiplication des infusoires ciliés. Arch. Zool. exp. 6. 1888. pag. 218.

2. Sur le déterminisme de la sexualité chez l'Hydatina senta. C. Rend. 113. 1891. pag. 388.

Merrifield, F., The effects of temperature in the pupal stage on the colouring of Pieres napi etc. Trans. Ent. Soc. London 1893. pag. 55 etc.

Messner, Ein neuer Fall von Hermaphroditismus verus. Arch. für path. Anat. 129. 1892. pag. 203.

Meyer, Semi, Durchschneidungsversuche am Nervus glossopharyngeus. Arch. f. mikr. Anat. 48. 1896. pag. 143.

Minot, Ch. Sedgwick, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig 1894.

Morgan, T. H., 1. Exper. Studies of the Blastula- and Gastrula-Stages of Echinus. Arch. Entw.-Mech. 2. 1895. pag. 263.

2. Regeneration and Liability to Injury. Zool. Bull. 1. 1898. p. 287.

Munk, H., Zur Lehre von der Schilddrüse. Arch. f. path. Anat. 150. 1897. pag. 271.

Nussbaum, M., Die Entstehung des Geschlechts bei Hydatina senta. Arch. f. mikr. Anat. 49. 1897. pag. 227.

Ortmann, A., Über Keimvariation. Biol. Centr. 18. 1898. pag. 139.

Oudemans, J., Falter aus kastrierten Raupen. Zool. Jahrb. Syst. Abt. 12. 1898. pag. 71.

Pfeffer, W., 1. Studien über Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen. Arb. a. d. bot. Inst. Würzburg. 1. 1871. pag. 77.

2. Die Reizbarkeit der Pflanzen. Verb. d. Ges. Deutsch. Naturf. und Ärzte 1893.

Pflüger, E., Über den Einfluss der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen u. s. w. 3 Abhandlungen. Pflüger's Arch. 31, 32 u. 34. 1883/84.

Planta, A. v., Über den Futtersaft der Bienen. Zeitschr. f. physiol. Chemie. 12. 1888. pag. 327.

Pouchet, G. et Chabry, L., Sur le dévelopment des larves d'Oursin dans l'eau de mer privée de chaux. C. R. Soc. Biol. Paris (9) 1. 1889. pag. 17. (Auch Compt. Rend. 108. pag. 196.) Hauptarbeit in: Journ. d. l'anat. et d. l. phys. 25. pag. 298.

Raake, K., Ein Beitrag zur Lehre vom Hermaphroditismus spurius masculinus internus. Verh. phys. med. Ges. Würzburg. 30. 1896. pag. 125.

Rabl, C., Über den Bau und die Entwicklung der Linse. Zeitschr. wiss. Zool. 63, 65 u. 67. 1898/99.

Recklinghausen, F. v., Untersuchungen über die Spina bifida. Arch. f. path. Anat. 105. 1886. pag. 243.

Reuter, J., Ein Beitrag zur Lehre vom Hermaphroditismus. Verh. phys. med. Ges. Würzburg. N. F. 19. 1886. pag. 13.

Rieger, C., Die Kastration. Jena 1900.

Rörig, A., 1. Welche Beziehungen bestehen zwischen den Reproduktionsorganen der Cerviden und der Geweihentwicklung derselben? Arch. Entw.-Mech. 8. 1899. p. 382.

2. Über die Wirkung der Kastration von Cervus mexicanus auf die Schädelbildung. Ebenda. pag. 633.

3. Über Geweihentwicklung und Geweihbildung IV. Abnorme Geweihbildungen und ihre Ursachen. Ebenda 11. 1901. pag. 225.

Rogowitsch, Die Veränderungen der Hypophyse nach Entfernung der Schilddrüse. Ziegler's Beitr. z. path. Anat. 4. pag. 453.

Roux, W., 1. Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881.

2. Beiträge zur Morphol. und Physiol. der funktionellen Anpassung. I. Struktur eines hoch differenzierten bindegewebigen Organs. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1883. pag. 76.

3. Ebenso III. Beschreibung und Erläuterung einer knöchernen Kniegelenkanchylose. Ebenda 1885. pag. 120.

4. Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo I. Zeitschr. f. Biol. 21. 1885.

5. Ebenso II. Über die Entwicklung des Froscheies bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere. Bresl. ärztl. Zeitschr. 1884.

6. Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik. Leipzig 1895.

7. „Einleitung" in das Archiv f. Entw.-Mech. Daselbst 1. 1894. pag. 1.

8. Über den Anteil von „Auslösungen" an der individuellen Entwicklung. Ebenda 4. 1896. pag. 327.

9. Bemerkungen zu O. Schultze's Arbeit über die Notwendigkeit der „freien Entwicklung" des Embryo sowie der „normalen Gravitationswirkung" zur Entwicklung. Ebenda 9. 1900. pag. 479 (s. auch ebenda 10. 1900. pag. 244 u. 5. 1897. pag. 387 und endlich Verh. anat. Ges. 1894. pag. 146).

Sachs, C., 1. Vorläufige Mitteilung über physiologische Untersuchungen. Centralblatt d. med. Wissenschaften. Jahrgang 1873. pag. 578.

2. Physiologische und anatomische Untersuchung über die sensiblen Nerven der Muskeln. Archiv f. Anat. u. Phys. 1874. pag. 491 u. 645.

Sachs, J., Physiologische Notizen. VIII. Mechanomorphosen und Phylogenie. Flora 1894. Heft 3. (Auch separat in: „Physiologische Notizen". Marburg 1898.)

Samuel, S., Über Gewebssafttherapie und „innere Sekretion". Deutsch. med. Wochenschr. 22. 1896. pag. 273.

Schaper, A., Experimentelle Studien an Amphibienlarven. I. Arch. Entw.-Mech. 6. 1898. pag. 151.

Schmankewitsch, W., Zur Kenntnis des Einflusses der äußeren Lebensbedingungen auf die Organisation der Tiere. Zeitschr. wiss. Zool. 29. 1877. pag. 429.

Schmidt, R., Vergleichend anatomische Studien über den mechanischen Bau der Knochen und seine Vererbung. Zeitschr. wiss. Zool. 65. 1899. pag. 65.

Schmorl, G., Ein Fall von Hermaphroditismus. Arch. f. path. Anat. 113. 1888. pag. 229.

Schultze, O., 1. Die Notwendigkeit der richtenden Wirkung der Schwerkraft für die Entwicklung des Froscheies. Sitz.-Ber. phys.-med. Ges. Würzburg. 1897. pag. 41.

2. Über die Notwendigkeit der freien Entwicklung des Embryo. Arch. mikr. Anat. 55. 1899. pag. 202 (s. auch ebenda 56. 1900. pag. 309).

Spemann, H., Demonstration einiger Präparate von Experimenten über Korrelationen bei der Entwicklung des Auges. Sitzungsber. phys-med. Ges. Würzburg. Sitzung von Anf. Mai 1901.

Spengel, J. W., 1. Zwitterbildung bei Amphibien. Biol. Centr. 4. 1888. pag. 235 u. 268.

2. Hermaphroditismus verus bei Schweinen. Verh. zool. Ges. 1892. pag. 147.

Standfuß, M., 1. Über die Gründe der Variation und Aberration des Falterstadiums bei den Schmetterlingen. Intern. entom. Zeitschr. Guben 1894. Nr. 11-13.

2. Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge. Jena 1896.
3. Experimentelle zoologische Studien mit Lepidopteren. N. Denkschr. Schweiz. Ges. Naturw. 36. 1898. pag. 1.
Szymonovicz, L., Über den Bau und die Entwicklung der Nervenendigungen im Entenschnabel. Arch. mikr. Anat. 48. 1896. pag. 329.
Urech, F., Beobachtung von Kompensationsvorgängen in der Farbenzeichnung etc. an durch thermische Einflüsse entstandenen Aberrationen etc. einiger Vanessa-Arten. Zool. Anz. 19. 1896. pag. 163, 177 u. 201. Ferner ebenda 22. 1899. pag. 121.
Veraguth, O., Über nieder differenzierte Missbildungen des Centralnervensystems. Arch. Entw.-Mech. 12. 1901. pag. 53.
Vintschgau, N. v., Physiologie des Geschmacksinnes in Hermann's Handbuch 3 II. pag. 166.
Vintschgau, und Hönigsschmied, Nervus glossopharyngeus und Schmeckbecher. Pflüger's Arch. 14. pag. 443.
Virchow, R., Reizung und Reizbarkeit. Arch. f. path. Anat. 14. 1858.
Vöchting, H., Über Organbildung im Pflanzenreich. Bonn 1878 u. 1884.
Vulpian, A., 1. Influence de l'abolition des fonctions des nerfs sur la région de la moelle épinière qui leur donne origine. Archives de physiologie 1. 1868. pag. 443.
2. Sur les modifications que subissent les muscles sous l'influence de la section de leurs nerfs. Ibidem. 2. 1869. pag. 558.
Walker, A., Der Bau der Eihäute bei Graviditas abdominalis. Arch. f. path. Anat. 107. 1887. pag. 72.
Weber, E. H., Über die Abhängigkeit der Entstehung der animalischen Muskeln von den animalischen Nerven. Arch. f. Anat. u. Phys. 1851. pag. 547.
Weber, M., Über einen Fall von Hermaphroditismus bei Fringilla coelebs. Zool. Anz. 13. 1890. pag. 508.
Weismann, A., 1. Über den Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Leipzig 1875.
2. Äußere Einflüsse als Entwicklungsreize. Jena 1894.
3. Neue Versuche zum Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Zool. Jahrb. Syst. Abt. 8. 1895. pag. 611.
4. Thatsachen und Auslegungen in Bezug auf Regeneration. Anat. Anz. 15. 1899. pag. 445.
Wiedersheim, R., Brutpflege bei niederen Wirbeltieren. Biol. Centralblatt 20. 1900. pag. 304 u. 321.
Willey, A., Untersuchung einer hahnenfedrigen Ente. Ber. Nat. Ges. Freiburg. 6. 1891. pag. 57.
Winkler, H., Über den Einfluss äußerer Faktoren auf die Teilung von Cystosira barbata. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1900. pag. 297.
Wolff, G., 1. Bemerkungen zum Darwinismus mit einem experimentellen Beitrag zur Physiologie der Entwicklung. Biol. Centralblatt. 14. 1894. pag. 609.
2. Der gegenwärtige Stand des Darwinismus. Leipzig 1896.
3. Zur Psychologie des Erkennens. Leipzig 1897.
4. Entwicklungsphysiologische Studien I u. II. Arch. f. Entw.-Mech. 1. 1895. pag. 380 u. 12. 1901.
Wolff, J., Das Gesetz der Transformation der Knochen. Berlin 1892.
Yarrell, W., Sur les changemens de plumage de quelques faisans femelles. Ann. d. sc. nat. Zool. 13. 1828. pag. 71.
Yung, E., Propos scientifiques. Paris et Genéve. 1890.

